20 MARS 1968
MINISTÈRE de l'AGRICULTURE
Station d'Arboriculture Fruitière d'Angers
I. N. R. A.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 18
1968

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 18 1968 NUMÉRO 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique, à l'exception des sommaires et résumés.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (1), 5-15.

ÉVOLUTION DE LA VIGUEUR DES VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES TÉTRAPLOIDES AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION

I. — EN RÉGIME DE PANMIXIE [1]

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Cette étude est une application des résultats généraux relatifs aux moyennes des populations tétraploïdes, en vue de dégager les paramètres de l'évolution (sens, niveau d'équilibre) des variétés synthétiques d'espèces allogames tétraploïdes, au cours des générations de multiplication.

Dans cette étude il est supposé que la panmixie est parfaite, et que la sélection n'affecte pas la partie du génome étudiée. Dans ces conditions, on étudie en particulier l'influence du nombre de constituants et de leur coefficient de consanguinité.

INTRODUCTION

Dans une étude précédente (GALLAIS, 1967 *a*), la vigueur des populations tétraploïdes a été caractérisée par les paramètres représentant les interactions alléliques duplex et nulliplex, et par les probabilités des situations d'identité correspondant à ces structures. Le modèle d'étude des variétés synthétiques, développé pour les diploïdes (GALLAIS, 1967 *b*) peut alors être utilisé pour l'étude des variétés synthétiques tétraploïdes.

Dans une première étape, les mêmes hypothèses seront faites :

1. *la panmixie est parfaite* : cette hypothèse est très peu vraisemblable dans le cas d'espèces fourragères allogames polyploïdes, où de nombreuses causes de déviation par rapport à la panmixie peuvent exister.

[1] Une étude plus générale, avec les déviations par rapport au régime de reproduction en panmixie, est prévue.

2. Les constituants de la variété synthétique sont issus *sans sélection* d'une *même population* caractérisée par un coefficient de consanguinité F_0, et qui dérive elle-même sans sélection d'une population panmictique de moyenne μ. Cette hypothèse a été discutée chez les diploïdes : elle revient à supposer que *la sélection n'affecte pas la partie du génome étudiée.* (GALLAIS, 1967 *b*)

3. Dans la partie du génome étudiée, le linkage est absent de même que l'épistasie, mais les relations entre allèles à un locus, et leur fréquence, sont quelconques. Cette hypothèse n'est ajoutée que pour la simplicité des calculs. Le modèle de KEMPTHORNE (1955) complété par SCHNELL pour l'étude du linkage (1961) permettrait une étude plus générale (GALLAIS, 1967 *a*).

Dans cette étude théorique une variété synthétique est une population artificielle qui résulte de la reproduction au hasard d'un nombre limité de *parents*, issus sans sélection, d'une population panmictique théorique, ou d'une population qui en dérive par consanguinité (GALLAIS, 1967 *b*).

I. — MOYENNE ET CARACTÉRISTIQUES DE LA PREMIÈRE GÉNÉRATION DE MULTIPLICATION

Soit :

k le nombre de parents tirés au hasard à partir d'une population, et P_1, P_2..., P_r P_s,..., P_k, ces parents.

G_0 la génération des parents.

G_1 la première génération de multiplication panmictique.

G_n une génération quelconque de multiplication.

π_{rs} la population obtenue par le croisement $P_r \times P_s$: il y a $k(k-1)$ sous populations de ce type.

π_{rr} la population obtenue par le croisement $P_r \times P_r$; elle est l'équivalent d'une autofécondation et il y a donc k sous populations de ce type.

La moyenne attendue de la première génération de multiplication aura pour expression :

$$E(G_1) = \frac{k-1}{k} E(\pi_{rs}) + \frac{1}{k} E(\pi_{rr})$$

π_{rs} est le résultat de l'union au hasard de gamètes obtenus sans sélection, puisque, P_r et P_s sont pris au hasard. La valeur attendue de π_{rs} est donc celle d'une population panmictique (GALLAIS, 1967 *c*), soit :

$$E(\pi_{rs}) = \mu + \frac{1}{3} F_0 \, 6E(\beta_{ii}) + F_0^2 E(\delta_{iijj})$$

où :

μ est la moyenne de la population panmictique théorique, dont dérive la population de départ, caractérisée par son coefficient de consanguinité F_0.

$E(\beta_{ii})$ est la moyenne des interactions entre 2 allèles identiques.

$E(\delta_{iijj})$ représente la moyenne des interactions duplex.

π_{rr} est une population résultant d'une autofécondation et sa valeur attendue est :

$$E(\pi_{rr}) = \mu + F_{(1)}6E(\beta_{ii}) + (P_{0(1)} + \frac{1}{4}P_{1(1)})\,4E(\gamma_{iii}) + P_{0(1)}E(\delta_{iiii}) + P_{2(1)}E(\delta_{iijj})$$

où :

β_{ii}, γ_{iii}, δ_{iiii} représentent les interactions nulliplex.
P_o la probabilité d'identité des 4 allèles à un locus.
P_1 la probabilité d'identité de 3 allèles à un locus.
P_2 est la probabilité d'identité des 4 allèles pris deux à deux.

L'indice (1) signifie qu'il y a eu une génération d'autofécondation supplémentaire par rapport aux conditions de départ qui étaient P_0, P_1 et P_2.

La moyenne attendue de la première génération de multiplication aura pour expression :

$$E(G_1) = \mu + F_{(1)}6E(\beta_{ii}) + F_0^2E(\delta_{iijj}) + \frac{1}{k}(P_{0(1)} + \frac{1}{4}P_{(1)})\,4E(\gamma_{iii})$$

$$+ \frac{1}{k}P_0E(\delta_{iiii}) + \frac{1}{k}(P_{2(1)} - F_0^2)\,E(\delta_{iijj})$$

ou en regroupant les interactions de même nature :

$$E(G_1) = \mu + F_{(1)}6E(\beta_{ii}) + \frac{1}{k}(P_{0(1)} + \frac{1}{4}P_{1(1)})4E(\gamma_{iii})$$
$$+ \frac{1}{k}P_{0(1)}E(\delta_{iiii}) + \left\{\frac{1}{k}P_{2(1)} + \left(1 - \frac{1}{k}\right)F_0^2\right\}E(\delta_{iijj})$$

Si le nombre de parents devient grand, k tendant vers l'infini, la moyenne de la première génération de multiplication tend vers la moyenne d'une population panmictique issue d'une population consanguine caractérisée par son coefficient de consanguinité F_0.

Si le nombre de parents est réduit à l'unité, ($k = 1$), $E(G_1)$ est la moyenne attendue d'une population consanguine ayant subi une génération d'autofécondation supplémentaire.

La première génération de multiplication apparaît donc comme une population consanguine caractérisée par les différentes probabilités des situations d'identité (GALLAIS, 1967 *c*) telles que :

$$P_0 = \frac{1}{k}P_{0(1)}$$

$$P_1 = \frac{1}{k}P_{1(1)}$$

$$P_2 = \frac{1}{k}P_{2(1)} + \left(1 - \frac{1}{k}\right)F_0^2$$

$$P_3 = \frac{1}{k}P_{3(1)} + 2\left(1 - \frac{1}{k}\right)F_0\,(1 - F_0)$$

D'où le coefficient de consanguinité F_1 :

$$F_1 = P_0 + \frac{1}{2} P_1 + \frac{1}{3} P_2 + \frac{1}{6} P_3$$

$$\boxed{F_1 = \frac{1}{k} F_{(1)} + \frac{1}{3}\left(1 - \frac{1}{k}\right) F_0}$$

$F_{(1)}$ est le coefficient de consanguinité de la fraction $1/k$ de la synthétique, ayant subi une autofécondation ; il se déduit facilement de F_0 :

$$1 - F_{(1)} = \frac{1}{6}(1 - F_0)$$

$1/3F_0$ représente le coefficient de consanguinité de la fraction panmictique $(1 - 1/k)$.

Si $k = 1$, la multiplication est l'équivalent d'une autofécondation, $F_1 = 1/6 + 5/6F_1$, et si $k \to \infty$, F_1 tend vers $1/3F_0$, ce qui rejoint les résultats d'une étude précédente (GALLAIS, 1967 *a*).

L'expression $1/3F_0$ apparaît de façon plus significative dans la relation :

$$F_1 = \frac{1 + 3F_0}{6k} + \frac{1}{3} F_0 = \frac{2}{3}\left(\frac{1 + 3F_0}{4k}\right) + \frac{1}{3} F_0$$

dans laquelle le premier terme correspond à la consanguinité introduite par le nombre limité de parents et le deuxième à la diminution du coefficient de consanguinité de la génération précédente sous l'action de la panmixie.

II. — PASSAGE AUX GÉNÉRATIONS SUIVANTES

1. *Moyenne de la variété synthétique à une génération quelconque*

En l'absence de sélection, en faisant la moyenne de toutes les variétés synthétiques possibles dans la population de départ, les moyennes de chaque type d'interactions alléliques définies dans cette dernière (GALLAIS, 1967 *c*) interviennent dans l'expression théorique de la vigueur attendue à une génération quelconque de multiplication :

$$\mu_{(G_n)} = \mu + F_n\, 6E(\beta_{ii}) + (4P_{0(n)} + P_{1(n)})\, E(\gamma_{iii}) + P_{0(n)}E(\delta_{iiii}) + P_{2(n)}E(\delta_{iijj})$$

C'est l'expression théorique de la vigueur d'une population consanguine où les probabilités des différentes situations d'identité dépendent de leur niveau dans la génération de départ (G_0), de la génération de multiplication et du nombre de constituants.

Les relations de récurrence pour chaque situation d'identité pourraient être établies. Une étude générale de leur évolution, quel que soit le système de reproduction, est en cours. Pour la simplicité du raisonnement, il sera supposé dans ce qui

suit que les interactions du 2e et 3e ordre entre allèles sont nulles ou négligeables devant les interactions de 1er ordre. Ainsi, l'*expression théorique de la vigueur ne dépendra que des interactions entre deux allèles.*

$$\mu_{(Gn)} = \mu + F_n 6E(\beta_{ii})$$

Les interactions entre deux allèles étant fixées pour une population donnée cela revient à caractériser la vigueur par la fréquence des gamètes portant des allèles identiques (F_n) ; nous rejoignons ainsi les principes de l'étude de Guy (1967).

Avec cette simplification, à l'équilibre, l'expression théorique de la vigueur sera :

$$\mu_{(Ge)} = \mu + F_e\, 6E\, (\beta_{ii})$$

F_e désignant le coefficient de consanguinité à l'équilibre.

Cette simplification est très restrictive : l'étude de la perte de vigueur, en régime de reproduction consanguin, montre que les interactions entre deux allèles sont insuffisantes pour expliquer la perte de vigueur (Gallais, 1967 *c*).

2. *Évolution du coefficient de consanguinité*

Le coefficient de consanguinité F_1. de la première génération de multiplication (G_1) peut s'écrire :

$$F_1 = \frac{2}{3}\left(\frac{1 + 3\,F_0}{4k}\right) + \frac{1}{3}\,F_0$$

F_0 étant le coefficient de consanguinité de départ, l'expression :

$$\frac{1 + 3\,F_0}{4k}$$

représente le coefficient de parenté d'un individu avec lui-même (Kempthorne, 1957) multiplié par la fraction $1/k$, probabilité de tirer le sous-ensemble des allèles issus d'un parent déterminé. Cette expression est celle du coefficient de consanguinité à l'équilibre. En effet, à l'*équilibre*, tous les allèles présents dans la population (celle-ci étant de taille illimitée à partir de la première génération de multiplication), *s'associent de façon indépendante* pour former un zygote. Il ne peut donc y avoir identité que par association au hasard des allèles issus d'un même parent, d'où l'expression du coefficient de consanguinité à l'équilibre :

$$F_e = \frac{1}{k}\left(\frac{1 + 3\,F_0}{4}\right)$$

Cette expression est tout à fait analogue à celle obtenue chez les diploïdes (Gallais, 1967 *b*).

$$F_{e(2n)} = \frac{1 + F_0}{2k}$$

A une génération quelconque, en régime de panmixie, par suite de l'état tétraploïde, le coefficient de consanguinité de la génération précédente se reconstitue avec

la probabilité 1/3 (DEMARLY, 1963). Avec la probabilité 2/3, les allèles s'associent au hasard, et, dans ce cas, la probabilité d'identité des deux allèles est égale à F_e, d'où :

$$F_n = \frac{2}{3}\left(\frac{1 + 3\,F_0}{4k}\right) + \frac{1}{3}\,F_{n-1}$$

La résolution de cette relation de récurrence conduit à :

$$F_n = (F_0 - F_e)\left(\frac{1}{3}\right)^n + F_e$$

La valeur du coefficient de consanguinité à l'équilibre est donc atteinte *de façon asymptotique*, alors que chez les diploïdes, elle est réalisée dès la première génération de multiplication. Ces conclusions particulières à l'état autotétraploïde, seraient les mêmes pour un niveau supérieur d'autoploïdie.

III. — INFLUENCE DES DIFFÉRENTS PARAMÈTRES SUR L'ÉVOLUTION DE LA VIGUEUR

Parmi les paramètres intervenant dans l'expression théorique de la vigueur de la variété synthétique :

— les interactions alléliques seont considérées comme fixées ; leur influence sur la vigueur a déjà été discutée (GALLAIS, 1967 *c*) ;

— μ moyenne de la population panmictique théorique, dont la population de départ est issue, est aussi une donnée sur laquelle il est difficile d'agir en excluant les effets de sélection.

Il reste donc :

— les paramètres caractérisant le niveau de consanguinité en particulier F_0, P_0, P_1, P_2 ;

— le nombre de parents k.

Avec la simplification faite, il ne sera possible d'étudier que l'influence du nombre de parents (k) et de leur niveau de consanguinité F_0.

1. *Étude du niveau d'équilibre*

Par rapport à la moyenne de la population panmictique théorique, l'écart attendu de la vigueur de la variété synthétique à l'équilibre, a pour expression dans le cas général, d'après ce qui précède :

$$\mu - \mu_{(Ge)} = -\frac{1 + F_0}{4k}\,6E\,(\beta ii)$$

Si $F_0 = 0$, cet écart devient :

$$(\mu - \mu_{Ge}) = -\frac{1}{4k} 6E(\beta_{ii})$$

et si $F_0 = 1$:

$$(\mu - \mu_{Ge}) = -\frac{1}{k} 6E(\beta_{ii})$$

Avec la simplification faite, ces deux situations extrêmes engloberont nécessairement toutes les autres situations où le coefficient de consanguinité F_0 serait quelconque.

La figure 1 montre que les conclusions sont identiques à celles obtenues chez les diploïdes, mais, l'influence du nombre de parents, à un niveau de consanguinité donné compris entre 0 et 1, est moins importante. Pour un niveau de consanguinité donné, différent de 1, un individu tétraploïde est plus riche en allèles qu'un undividu diploïde : il en résulte qu'un niveau de vigueur voisin de celui de la population théorique non consanguine, est obtenu avec un nombre plus faible de parents que chez les diploïdes.

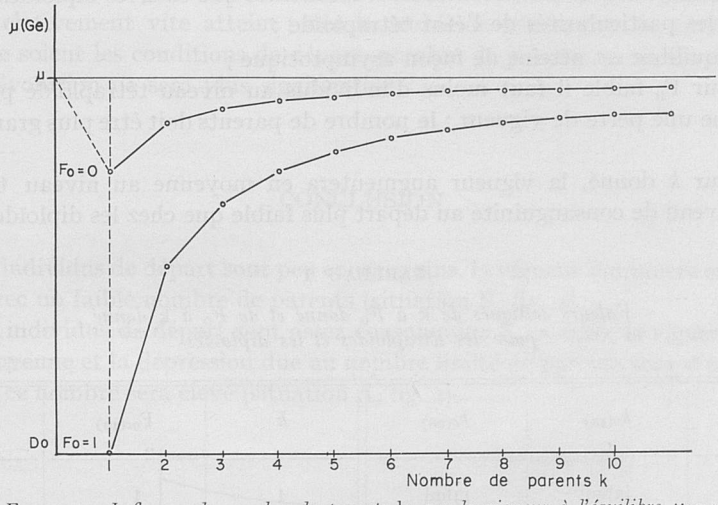


FIG. 1. — *Influence du nombre de parents* k, *sur la vigueur à l'équilibre* $\mu_{(Ge)}$

L'influence défavorable d'un faible nombre de parents sera très vite compensée par un faible niveau de consanguinité au départ. Par contre, l'influence défavorable d'un fort niveau de consanguinité au départ ne sera que très lentement compensée par l'augmentation du nombre de parents.

Ce résultat montre *qu'en moyenne, il ne faut pas partir de lignées trop consanguines* pour la création de variétés synthétiques, surtout si les interactions entre plus de deux allèles sont fortes.

2. *Sens d'évolution*

La variation de F étant continue et monotone, l'évolution de la vigueur ne peut être que continue et monotone :

$$\mu_{(Gn)} - \mu_{(Ge)} = (F_n - F_e)\ 6E(\beta_{ii})$$

Les interactions étant fixées et négatives (GALLAIS, 1967 *c*) le sens d'évolution ne dépend donc que du signe de $F_n - F_e$. Il en résulte que si

$F_0 > F_e$ la vigueur augmentera en moyenne
$F_0 < F_e$ la vigueur diminuera en moyenne

or

$$F_e = \frac{1 + 3F_0}{4k}$$

Il devient donc possible de calculer des valeurs critiques de k pour F_o donné, k_c, et de F_o pour k_c donné, F_{oc}, telles que :

Si $k > kc$ et $F_0 > F_{0c}$ } la vigueur augmentera en moyenne
$k < kc$ et $F_0 < F_{0c}$ } la vigueur diminuera en moyenne

Dans le tableau 1, ces valeurs critiques sont comparées à celles obtenues sur les diploïdes :

Les lois d'évolution sont évidemment les mêmes que chez les diploïdes mais font intervenir les particularités de l'état tétraploïde :

— l'équilibre est atteint de façon asymptotique ;

— pour F_0 faible il faut moins d'individus au niveau tétraploïde pour éviter en moyenne une perte de vigueur ; le nombre de parents doit être plus grand chez les diploïdes ;

— pour k donné, la vigueur augmentera en moyenne au niveau tétraploïde pour un niveau de consanguinité au départ plus faible que chez les diploïdes.

TABLEAU 1

Valeurs critiques de k *à* F_0 *donné et de* F_0 *à* k *donné pour les tétraploïdes et les diploïdes*

F_0	$k_{c(4n)}$	$k_{c(2n)}$	k	$F_{0c(4n)}$	$F_{0c(2n)}$
0	infini	infini	1	1	1
0,1	4	6	2	0,20	0,33
0,2	2	3	3	0,11	0,20
0,3	2	3			
0,4	2	2			
0,6	2	2	4	0,08	0,14
0,8	2	2			
1	1	1	8	0,03	0,07

Pour $k < 3$, avec les variétés synthétiques à 2 constituants, la vigueur diminuera en moyenne s'il y a panmixie et si $F_0 > F_{0c} = 0{,}11$.

Si $F_0 > F_{0c}$ il y aura augmentation de vigueur. Dès la première génération d'autofécondation, F_0 est égal à 0, 16 ; donc si avec des individus issus d'une population de filiation inconnue, une augmentation de vigueur est observée, ce sera un indice de consanguinité dans cette population.

3. *Vitesse d'évolution*

La vitesse d'évolution peut se caractériser par la différence :

$$\mu_{(Gn)} - \mu_{(Gn+1)} = (F_n - F_{n+1})\ 6E\ (\beta ii)$$

Elle dépend des interactions alléliques et de la différence de la consanguinité moyenne de (G_n) et (G_{n+1}). Les interactions alléliques sont fixées par la nature du matériel. Le sélectionneur ne peut agir que sur le coefficient de consanguinité des parents de départ.

$$F_n - F_{n+1} = \frac{2}{3}(F_0 - F_e)\left(\frac{1}{3}\right)^n$$

$$= \frac{2}{3}\left\{\frac{F_0(4k-3)-1}{4k}\right\}\left(\frac{1}{3}\right)^n$$

La variation sera surtout importante au cours des premières générations de multiplication. Avec un nombre de parents k donné, l'évolution sera d'autant plus rapide que F_0 sera élevé (si $F_0 > F_{0c}$). Pour F_0 donné l'évolution sera plus rapide au début si le nombre de parents est élevé, $(k > kc)$. D'une façon plus générale, l'équilibre est relativement vite atteint ; dès la troisième génération de multiplication, quelles que soient les conditions de départ, nombre de parents et niveau de consanguinité, l'évolution ne sera plus significative.

CONCLUSION

Si les individus de départ sont peu consanguins, la vigueur diminuera en moyenne surtout avec un faible nombre de parents (situation B, fig. 2).

Si les individus de départ sont assez consanguins $F_0 > 0{,}20$, la vigueur augmentera en moyenne et la dépression due au nombre limité de parents sera d'autant plus faible que ce nombre sera élevé (situation A, fig. 2).

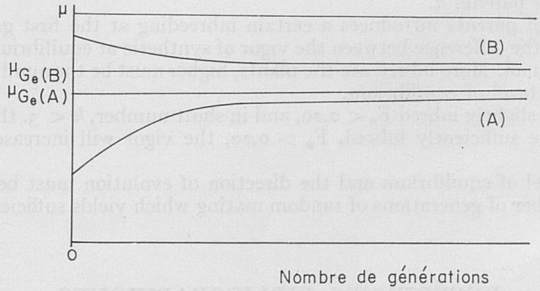


FIG. 2. — *Les deux situations possibles d'évolution des variétés synthétiques tétraploïdes*

La position d'équilibre correspondant aux deux situations envisagées n'est évidemment pas la même ; elle dépend des conditions initiales, F_0 et k, qui déterminent le sens d'évolution. Si le coefficient de consanguinité est faible (0,20) et le

nombre de parents faible ($k \leqslant 3$) la vigueur diminuera ; à nombre de parents comparable si F_0 est supérieur à 0,20, la vigueur augmentera en moyenne, mais le niveau d'équilibre sera inférieur au précédent (voir fig. 1).

Avec l'hypothèse de panmixie, les résultats précédents montrent que le cas le plus fréquent sera celui d'une augmentation de vigueur, dès que le nombre de parents sera de l'ordre de 4, et ceci même à un faible niveau de consanguinité. Mais, la consanguinité introduite à la première génération de multiplication par le nombre limité de parents a des effets non négligeables.

Ces effets sont importants à considérer dans la création de variétés synthétiques avec des espèces autotétraploïdes, par suite de la difficulté et de la lenteur de reconstitution des structures les plus hétérozygotes. *La consanguinité des parents ne devra donc pas être trop poussée.*

Si des mécanismes naturels, tels que la compétition pollinique favorable à l'allopollen, ou artificiels, hybridation systématique, évitent cette consanguinité, la première génération constitue alors une nouvelle population peu consanguine (Guy, 1967 ; Gallais, 1967 *b*). Le sens d'évolution peut-être modifié par de tels mécanismes, mais, l'influence générale du nombre de parents et du coefficient de consanguinité de départ sur le niveau d'équilibre sera toujours la même.

SUMMARY

THEORETICAL PERFORMANCE OF SYNTHETIC TETRAPLOID VARIETIES IN ADVANCED GENERATIONS

I. — WITH PANMIXIS

Theoretical performance of synthetic tetraploïd varieties was studied by using the results of work carried out on means in tetraploid populations and by using a model already used for synthetic diploid varieties (Gallais, 1967 *b* and *c*). The following hypothesis were made in a first stage :

the panmixis is complete,
the selection does not affect the part of the genome studied,
there is no linkage, and epistasis is supposed absent.

The influence of two categories of parameters was studied :

— those defining the level of inbreeding the coefficient of inbreeding F and the probabilities of identity P_0 and P_2.

— the number of parents k.

A short number of parents introduces a certain inbreeding at the first generation of random mating. When $k > 4$, the difference between the vigor of synthetic at equilibrium and the maximum vigor becomes very small. More inbred are the plants, higher must be the number of parents in order to arrive at the same level of equilibrium.

If the parents are slightly inbred $F_0 < 0{,}20$, and in short number, $k < 3$. the vigor will decrease.

If the parents are sufficiently inbred, $F_0 > 0{,}20$, the vigor will increase, whether $k = 2$ or $k > 2$.

The expected level of equilibrium and the direction of evolution must be considered in order to determine the number of generations of random mating which yields sufficient commercial seeds.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Demarly Y., 1963. *Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes.* Thèse Fac. Sci. Paris. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.

Gallais A., 1967 *a*. Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 229-241.

Gallais A., 1967 *b*. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. I. Sous panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 291-301.

GALLAIS A., 1967 *c*. Moyennes dans les populations tétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 215-227.

GUY P., 1967. Évolution au cours des générations de multiplication d'un hybride autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 277-290.

KEMPTHORNE O., 1955. The correlation between relatives in random mating populations. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **22**, 60-78.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic Statistics*, 545 p. J. Wiley and Sons, New York,

SCHNELL F. W., 1961. Some general formulations of linkage effects in inbreeding. *Genetics*, **46**, 8, 947-957.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (1), 17-27.

ACTION D'UNE ÉLÉVATION BRUSQUE DE TEMPÉRATURE SUR L'ÉVOLUTION DE LA TENEUR EN PROTÉINES DU GRAIN DE BLÉ TENDRE

J. PAQUET

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif central, 63 - Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

La mise au point d'un appareil permettant de réaliser artificiellement une élévation brusque de température (coup de chaleur) dans l'une quelconque des phases d'évolution du grain (entre la fécondation et la maturité) a permis de montrer que, dans les conditions de l'expérience :

1. une élévation brusque de température est susceptible de déterminer une baisse de rend ment (matière sèche et fraction protéique) quelle que soit la date à laquelle elle intervient au cours de la période d'accumulation des réserves dans le grain ;

2. la teneur en protéines du grain est augmentée sauf dans les cas de « coups de chaleur » tardifs ;

3. l'aspect échaudé du grain est moins accentué lorsque les températures élevées interviennent soit en début, soit en fin de période d'accumulation des réserves.

INTRODUCTION

Si l'on met à part les techniques de fertilisation, les causes les plus fréquentes de variation de la teneur du grain en azote sont certainement celles qui déterminent l'aspect d'« échaudage ».

Celui-ci, au sens large du terme, peut être d'origines climatique (coup de chaleur, verse non pathologique, etc...) ou parasitaire (Piétins, Rouilles, Septoria, etc...).

Contre certains de ces agents, la verse, la plupart des parasites, il existe un moyen de lutte : le choix de variétés résistantes. Par contre la lutte contre l'échaudage provoqué par une élévation brusque de la température n'a pas reçu de solution génétique entièrement satisfaisante. Jusqu'à maintenant, on a surtout cherché à

éviter une concordance trop étroite entre la phase de sensibilité de la plante et la période moyenne où ces températures critiques risquent d'intervenir (choix de variétés précoces).

En fait, de par le caractère aléatoire de la solution utilisée, le « coup de chaleur » reste un des principaux facteurs non contrôlés de variation de la teneur en protéines.

MÉTHODES EXPÉRIMENTALES ET MATÉRIEL UTILISÉ

La première idée qui vient à l'esprit est de travailler en conditions naturelles et d'utiliser des semis échelonnés. Le gros écueil de cette méthode reste le caractère aléatoire (date et intensité) des « coups de chaleur » naturels. Une étude conduite ainsi risque d'être fort longue ou de ne pas englober tous les cas possibles.

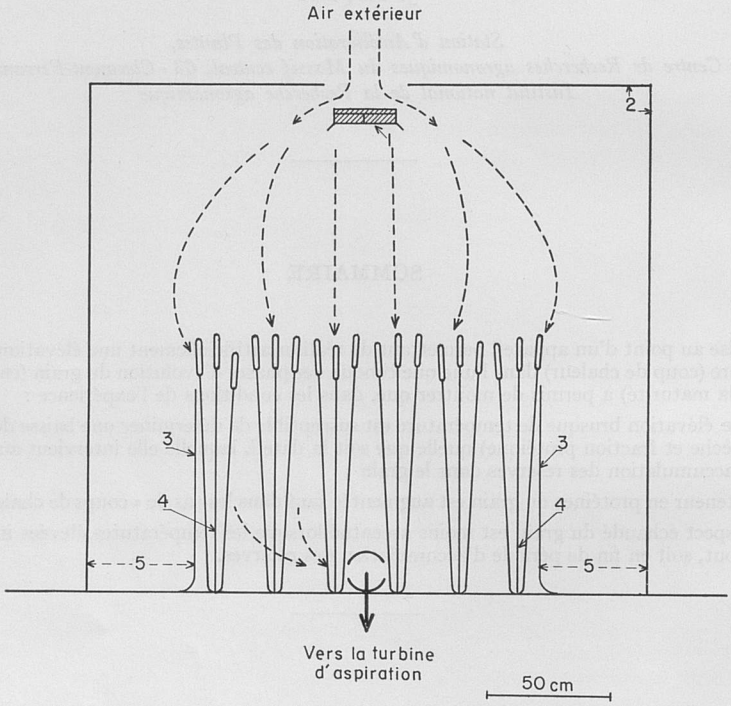


FIG. 1. — *Coupe transversale de la serre au niveau d'un radiant* : (1) *radiant infra-rouge*, (2) *parois de polyéthylène*, (3) *feuille de polyéthylène entourant la parcelle*, (4) *ligne de bordure neutralisée*, (5) *couloir de service*

C'est pourquoi il a paru nécessaire de mettre au point un appareil permettant de recréer artificiellement et à volonté ces élévations brusques de température. Un certain nombre de chercheurs se sont intéressés à la réalisation d'un tel matériel : AAMODT (1935), BAYLES, TAYLOR et BARTEL (1937), KENNAY et PETO (1939), SANDHU et LAUDE (1958). Ces expériences ont en commun d'être effectuées sur des cultures en pot. Par souci de se rapprocher au maximum des conditions naturelles, il a paru préférable d'étudier les réactions de plantes semées en champs, à la densité normale de culture.

L'appareil réalisé comporte 2 radiants « infra-rouge » (1) alimentés au propane, distants de 105 cm d'axe en axe et placés à 85 cm au-dessus du niveau des épis. La surface utile de la parcelle d'essai est de 2 m² (2 m × 1 m). L'ensemble (fig. 1) est enfermé dans une serre mobile en polyéthy-

(1) Radiants Schwank-Brillois, type 8/5A.

lène de 3,50 m de long sur 2,25 m de large. L'air extérieur, — pénètre par 2 orifices de 5 dm² situés immédiatement au-dessus des brûleurs des radiants, — est réchauffé à leur contact, — est ensuite aspiré au niveau du sol, entre les lignes de blé, par une turbine (1) qui le rejette à l'extérieur (2).

Il est possible d'agir sur la puissance de chauffe en réglant la pression du gaz alimentant les brûleurs.

L'appareil, mobile, n'est placé sur la parcelle d'essai que pendant la durée de l'expérience. Pendant cette période, les radiants, allumés à 11 h, sont réglés à pression faible entre 11 h et 12 h, à

TABLEAU I

Phases d'évolution des matières protéiques (MP) et non protéiques (MNP) et de l'eau (d'après PAQUET, 1964).

Phase	Somme des températures moyennes journalières nécessaires pour l'accomplissement de la phase (1)	Constituant étudié	Sens d'évolution	Vitesse d'accroissement (par rapport à celle de la phase 1 notée 1)
I	120	MP	croît	+ 1
		MNP	croît	+ 1
		Eau	croît	+ 1
II	170	MP	croît	+ 1/2
		MNP	croît	+ 1/2
		Eau	croît	+ 1/2
III	140	MP	croît	+ 1/4
		MNP	croît	+ 1/4
		Eau	croît	+ 1/16
IV (2)	220	MP	croît	+ 1/8
		MNP	croît	+ 1/8
		Eau	palier	0
V	100	MP	croît	+ 1/16
		MNP	palier	0
		Eau	décroît	— 1/16
VI	variable	MP	palier	0
		MNP	palier	0
		Eau	décroît	variable

(1) Moyenne des variétés *Cappelle* et *Étoile de Choisy*, pour 2 années d'étude avec, chaque année, 2 dates de semis.

(2) Phase dite du « palier d'eau » (GESLIN et JONARD, 1948). Le début de cette phase correspond au stade « maturité laiteuse » (le grain a pris sa forme définitive, son contenu est laiteux).

pression plus forte (fonction de la température extérieure) entre 12 et 14 h, puis de nouveau à pression faible entre 14 et 15 h et éteints ensuite. La turbine fonctionne en permanence pour permettre d'évacuer la vapeur d'eau et éviter l'effet « serre ». Les températures maximales obtenues entre 12 et 14 h sont comprises entre 32 et 37° avec un degré hygrométrique minimal inférieur à 15.

Le « coup de chaleur » réalisé apparaît plus violent que dans les conditions naturelles : l'aspect « transparent » du sommet de l'épi, consécutif aux températures élevées est plus marqué. Une explication serait qu'en conditions naturelles les périodes d' « échaudage » sont, en général, précédées de journées chaudes alors que dans les conditions de l'essai, des températures fréquemment supérieures de plus de 10° à celles de l'air extérieur sont brutalement imposées à la plante. D'autre part,

(1) Turbine Solyvent, type SD 3, puissance : 2 CV.

(2) Les premiers essais effectués avec des radiants sans serre puis avec une serre ouverte à la partie supérieure et enfin avec une serre fermée sans reprise d'air, n'avaient pas donné les résultats escomptés.

TABLEAU 2

Caractéristiques des périodes d'échaudage (coups de chaleur artificiels quotidiens)

Périodes	Phases d'évolution	Variétés	Températures maximales sous abri au niveau des épis (1)							Températures maximales journalières sup. à 30°C (2)	
			1er jour	2e jour	3e jour	4e jour	5e jour	6e jour	7e jour	Nbre de jours	Moyenne
7-12 juin	Fin I-moitié II	*Cappelle*	35	37	35	33	37	37		6	35,7
25-29 mai.....	II	*Étoile de Choisy*	36	35	37	35	33			5	35,2
31 mai-3 juin.....	Fin II-début III	*Étoile de Choisy*	35	36	36	37				4	36,0
17-20 juin	III	*Cappelle*	37	35	38	37				4	36,8
4-6 juin	III	*Étoile de Choisy*	37	36	32					3	35,0
21-24 juin	Début IV	*Cappelle*	37	38	27	32				3	35,7
25-29 juin	Milieu IV	*Cappelle*	37	29	36	35	36			4	36,0
30 juin-6 juillet	Fin IV	*Cappelle*	35	37	37	37	30	30	30	4	36,5

(1) Les températures inférieures à 32°C correspondent à des expériences faites par temps pluvieux.
(2) D'après GESLIN et JONARD (1948) le seuil critique se situerait à 30°C.

les écarts entre maxima et minima journaliers sont plus élevés que dans les conditions naturelles, le chauffage étant arrêté la nuit. Cette remarque rejoint une observation faite à Versailles en 1952 : des températures supérieures à 32°, intervenant après une période sèche et chaude, au cours du palier hydrique, n'ont pas provoqué d'échaudage. Il pourrait s'agir d'une accoutumance à la chaleur, analogue à l'endurcissement au froid (JONARD, 1967).

Des essais d'échaudage artificiel avec l'appareil décrit ont été réalisés sur les variétés *Étoile de Choisy* (semis du 24-10-59) et *Cappelle* (semis du 4-12-59). Les parcelles d'essais et les parcelles témoins ont été découpées dans une même culture semée au semoir (densité de semis : 200 grains par m² pour le semis du 24-10, 300 grains pour le semis du 4-12, 0,25 m entre lignes).

Dans chaque parcelle, 150 à 200 épis au même stade (sortie des premières étamines) et situés à une même hauteur ont été marqués le même jour. Chaque prélèvement, effectué entre 9 et 10 h portait sur 12 épis répartis uniformément sur toute la parcelle. Seuls les 1er et 2eme grains des 4 épillets médians de l'épi étaient retenus. Les grains étaient pesés à l'état frais puis à l'état sec (1). Les analyses d'azote ont été effectuées suivant la méthode KJELDAHL (2). La teneur en matières protéiques a été estimée en multipliant par 5,7 la teneur en azote.

Les courbes d'évolution ont été établies en portant en abcisse la somme des températures moyennes journalières (3) et en ordonnées les logarithmes des poids (en grammes) de matière sèche et de matières protéiques contenus dans 1 000 grains ainsi que du rapport matières protéiques/matières non protéiques.

La courbe d'évolution « témoin » a été obtenue à partir de prélèvements effectués tous les jours ou exceptionnellement tous les 2 jours. Pour chacune des variables étudiées, les points obtenus s'alignent sur une suite de droites de pente variable avec la phase d'évolution du grain (PAQUET, 1964). Six phases avaient pu ainsi être distinguées (tabl. 1).

Les « coups de chaleur » ont été échelonnés de façon à intéresser chacune des phases ainsi définies.

Huit périodes d'échaudage artificiel ont été réalisées (tableau 2).

RÉSULTATS

Les observations concernent :

— l'action d'une élévation brusque de température sur l'évolution du rapport matières protéiques/matières non protéiques et sur l'évolution pondérale de la matière sèche totale et de la fraction protéique contenue dans 1 000 grains ;

— l'action globale sur le grain à la récolte (poids sec, teneur en protéines, aspect).

1. *Action sur l'évolution du rapport matières protéiques/matières non protéiques*

Une première remarque concerne les sommes des températures moyennes journalières nécessaires pour la réalisation de chacune des phases : celles-ci ne sont pas modifiées par une élévation brusque de température, quelle que soit la période à laquelle elle intervient (fig. 2 à 8). Ce fait confirme la valeur générale de la somme des températures moyennes journalières comptées depuis la floraison comme moyen de repérage des changements de phase (PAQUET 1964).

En ce qui concerne l'évolution de la matière sèche et plus spécialement des fractions protéiques et non protéiques, il faut distinguer 2 cas :

— l'évolution pendant le « coup de chaleur » ;

— l'évolution après le « coup de chaleur ».

(1) Prédessiccation à 70°, puis dessiccation jusqu'à poids constant à 120°C.
(2) Analyses effectuées par la Station d'Agronomie de Clermont-Ferrand.
(3) Moyenne arithmétique des températures maximale et minimale.

a) *Évolution pendant « le coup de chaleur ».*

Le rythme d'accumulation de la matière sèche dans le grain est ralenti, que l'échaudage intervienne au cours de la phase II (fig. 2), de la phase III (fig. 3, 4 et 5) ou à des périodes de la phase IV (fig. 6, 7 et 8).

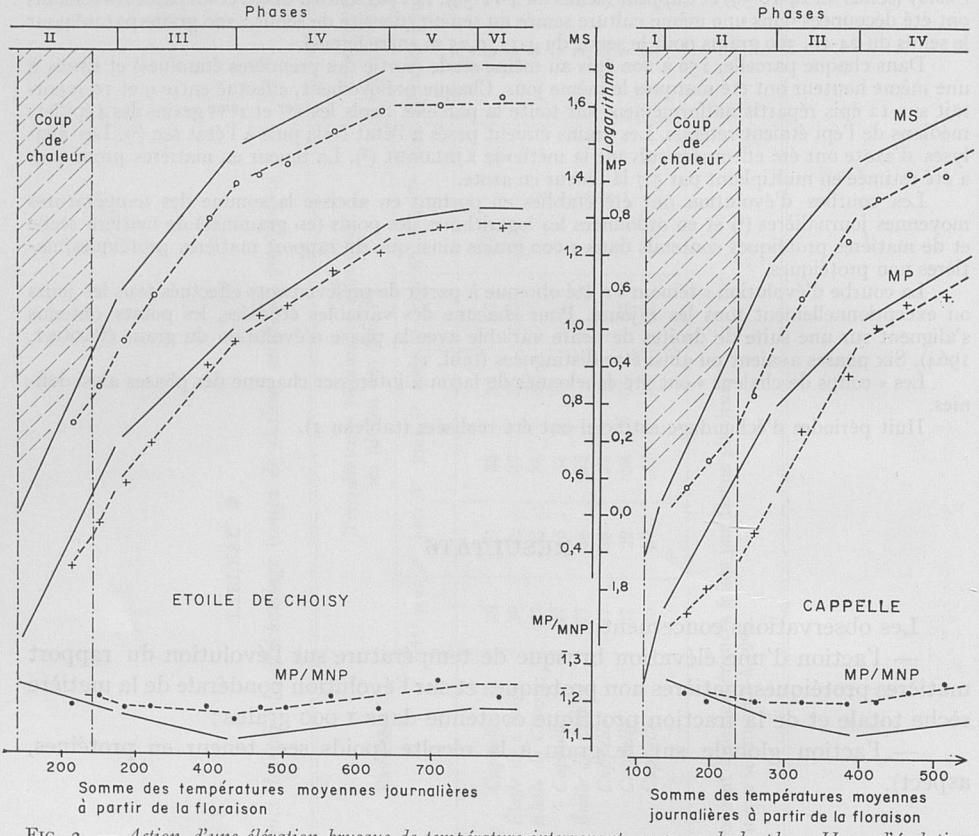


FIG. 2. — *Action d'une élévation brusque de température intervenant au cours de la phase II sur l'évolution pondérale (grammes dans 1 000 grains) de la matière sèche (MS), des matières protéiques (MP) et du rapport matières protéiques sur matières non protéiques (MP/MNP).*

A gauche : variété Étoile de Choisy (semis du 24 oct.), à droite : variété *Cappelle* (semis du 4 déc.). La courbe de référence est figurée par un trait plein, la courbe correspondante au « coup de chaleur » par des tirets.

Les migrations de matières protéiques (MP) sont, en valeur relative, moins affectées que celles des matières non protéiques MNP (rapport MP/MNP augmenté) pour des élévations brusques de température intervenant au cours des phases II, III ou début IV (fig. 2 à 6). Si celles-ci se situent vers le milieu de la phase IV, dite du « palier d'eau » (fig. 7), ce rapport n'est pas modifié. Par contre si elles se produisent en fin de phase IV, le rapport MP/MNP est sensiblement diminué (fig. 8).

b) *Évolution après le « coup de chaleur ».*

Si celui-ci intervient au cours des phases II ou début III, on constate pendant la phase III une augmentation très marqué de la vitesse d'accumulation des ma-

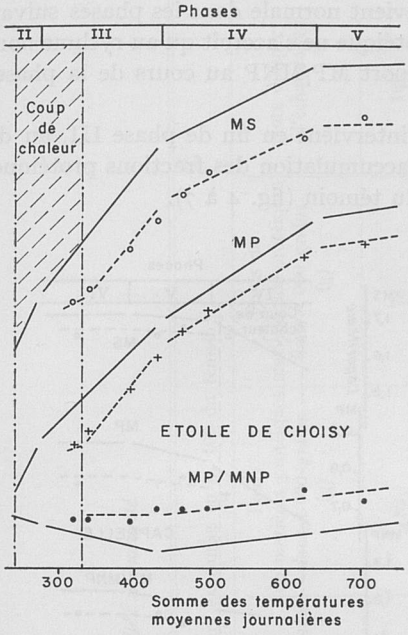


FIG. 3. — *Action d'une élévation brusque de température débutant en fin de phase II et se prolongeant en phase III* (même légende que fig. 2). Variété Étoile de Choisy (semis 24 oct.)

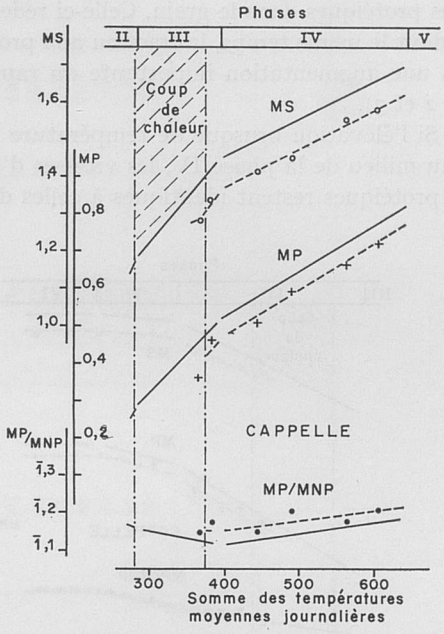


FIG. 4. — *Action d'une élévation brusque de température intervenant au cours de la phase III* (même légende que fig. 2). Variété Cappelle (semis du 4 Déc.).

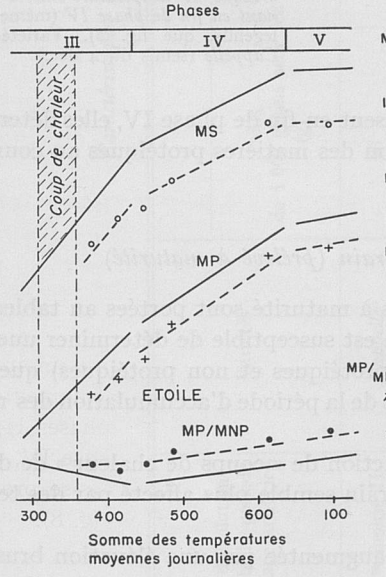


FIG. 5. — *Action d'une élévation brusque de température intervenant au cours de la phase III* (même légende que fig. 2). Variété *Étoile de Choisy* (semis du 24 oct.).

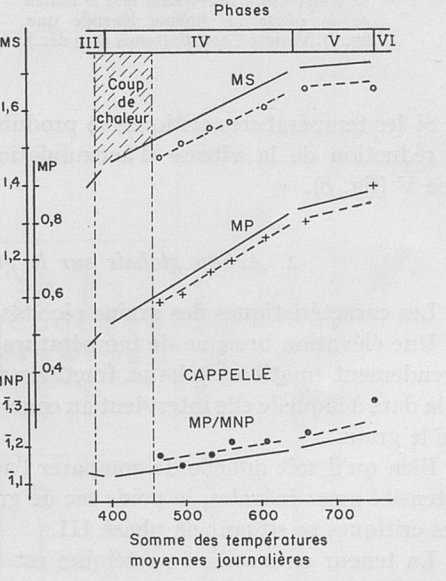


FIG. 6. — *Action d'une élévation brusque de température intervenant en début de phase IV* (même légende que fig. 2). Variété *Cappelle* (semis du 4 déc.).

tières protéiques dans le grain. Celle-ci redevient normale dans les phases suivantes. Pendant le même temps, la fraction non protéique ne s'accroît qu'au rythme normal, d'où une augmentation importante du rapport MP/MNP au cours de la phase III (fig. 2 et 3).

Si l'élévation brusque de température intervient en fin de phase III, au début ou au milieu de la phase IV, les vitesses d'accumulation des fractions protéiques et non protéiques restent identiques à celles du témoin (fig. 4 à 7).

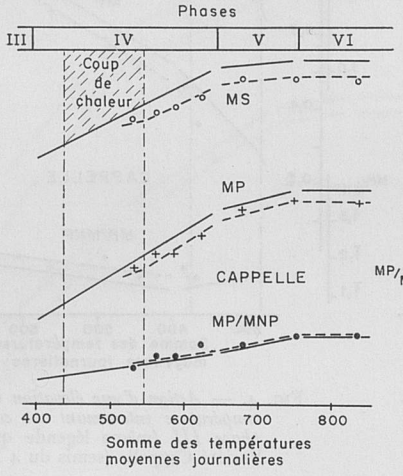


FIG. 7. — *Action d'une élévation brusque de température intervenant vers le milieu de la phase IV* (même légende que fig. 2). Variété *Cappelle* (semis du 4 déc.).

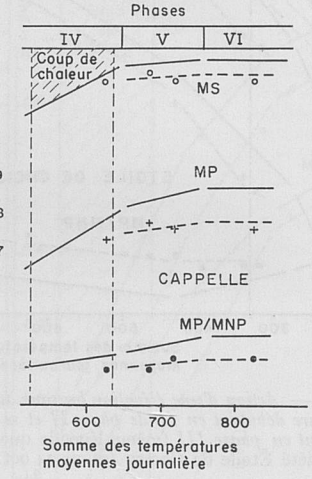


FIG. 8. — *Action d'une élévation brusque de température intervenant en fin de phase IV* (même légende que fig. 2). Variété *Cappelle* (semis du 4 déc.)

Si les températures critiques se produisent en fin de phase IV, elles déterminent une réduction de la vitesse d'accumulation des matières protéiques au cours de la phase V (fig. 8).

2. *Action globale sur le grain (prélevé à maturité)*

Les caractéristiques des grains récoltés à maturité sont portées au tableau 3.

Une élévation brusque de température est susceptible de déterminer une baisse de rendement (matière sèche et fractions protéiques et non protéiques) quelle que soit la date à laquelle elle intervient au cours de la période d'accumulation des réserves dans le grain.

Bien qu'il soit difficile de comparer l'action de « coups de chaleur » de durée et d'intensité assez inégales, le poids sec de grain semble plus affecté par des températures critiques se situant en phase III.

La teneur en matières protéiques est augmentée par une élévation brusque de température se produisant au cours des phases I, II, III et début IV. Pour des « coups de chaleur » tardifs (fin phase IV) elle peut être diminuée. En raison de la capacité de la plante de compenser partiellement, au cours de la phase III (fig. 2 et 3), le

TABLEAU 3

Caractéristiques des grains récoltés à maturité

Phases d'évolution ayant subi la période d'échaudage artificiel	Variétés	Valeurs exprimées en p. 100 du témoin				
		Poids de 1 000 grains secs (g)	Teneur en matières protéiques	Poids de matières protéiques dans 1 000 grains (g)	Poids de matières non protéiques dans 1 000 grains (g)	Note d'aspect d'échaudage
Fin I-1re moitié II	*Cappelle*	80	115	93	78	109
II	*Étoile de Choisy*	84	(1)	(1)	(1)	114
Fin II-Début III	*Étoile de Choisy*	73	110	80	72	151
III	*Cappelle*	76	107	81	75	145
III	*Étoile de Choisy*	75	107	80	75	160
Début IV	*Cappelle*	87	102	89	87	140
Milieu IV	*Cappelle*	83	98	82	83	136
Fin IV	*Cappelle*	85	82	70	87	117
Valeurs du témoin 100	*Étoile de Choisy*	46,6	14,7	6,9	39,7	4,3
	Cappelle	49,3	15,1	7,4	41,9	5,3

(1) Résultats manquants.

déficit en matières azotées du grain consécutif à un échaudage, les teneurs maximales en matières protéiques sont observées pour des « coups de chaleur » intervenant avant cette phase.

L'aspect échaudé du grain caractérisé par des rides, un sillon plus ou moins profond et à bords anguleux, des faces latérales plus ou moins creuses (PAQUET, 1961) est minimum lorsque le « coup de chaleur » intervient tôt (phases I et II) ou au contraire tard (fin de la phase IV).

CONCLUSION

Un certain nombre de points ont pu être dégagés de cette étude :

— les poids finaux de matière sèche et de la fraction protéique du grain sont susceptibles d'être réduits par une élévation brusque de température (coup de chaleur), quelle que soit la date à laquelle elle intervient au cours de la période d'accumulation des réserves dans le grain. Ce qui rejoint les observations en conditions naturelles d'échaudage faites par MOULE (1960) sur une autre céréale, l'Avoine de printemps.

— Le poids final d'azote contenu dans le grain est moins affecté que la matière sèche par une élévation brusque de température intervenant au début de la phase d'accumulation des réserves. Il est réduit dans une proportion peu différente lorsque des températures élevées interviennent au milieu de la phase IV. Un échaudage tardif (fin phase IV) détermine une diminution du taux d'azote dans le grain. Cette observation, surprenante au premier abord, s'explique facilement : PAQUET (1964) a montré qu'en fin de phase IV l'accumulation des matières non protéiques est pratiquement terminée alors que celle des matières protéiques se poursuit en phase V. Un « coup de chaleur » tardif ne peut donc avoir une action qu'au niveau des matières protéiques.

L'aspect « échaudé » du grain (rides, etc...) est moins accentué lorsque les températures critiques interviennent soit en début, soit en fin de la période d'accumulation des réserves.

Reçu pour publication en septembre 1967.

SUMMARY

THE EFFECT OF A SHARP RISE IN TEMPERATURE ON THE ACCUMULATION OF PROTEINS IN BREADWHEAT GRAINS

An apparatus was set up for inducing a sharp rise in temperature during any one of the phases of the development of wheat grains. An infrared heat source was used. The air in the greenhouse was constantly renewed by a fan. The maximum temperature that could be obtained with this apparatus was of the order of 32 to 38°C with a minimum wet-bulb depression of 15°C.

These conditions were applied on several consecutive days during each of the phases of development of the grain between fertilization and maturity.

From this series of experiments it was possible to show that :

1. A sharp rise in temperature at any time when reserves are accumulated in the grain can cause a lowering of the yield (dry matter and protein fraction).

2. The proteins content is increased if the high temperatures occur during the first phases, but it can be reduced if they occur slowly.

3. The grain is less shrivelled when the sharp rise in temperature occurs either at the beginning or at the end of the period when reserves are accumulated.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AAMODT O. S., 1955. A machine for testing the resistance of plants to injury by atmospheric drought. *Can. J. Res.*, **12**, 788-795.

BAYLES B. B., TAYLOR J. W., BARTEL A. T., 1937. Rate of water loss in wheat varieties and resistance to artificial drougth. *J. amer. Soc. Agron.*, **29**, 40-52.

GESLIN H., JONARD P., 1948. Maturation du blé et climat. *Ann. Nutrit. Aliment.*, **2**, 361-371.

GLADYSEVA O. M., 1963 Résistance à la chaleur de différentes variétés de blé de printemps dans le Kazahstan sud (en Russe). *Trud. Inst. bot. Akad. Nauk. Kazah S. S. R.*, **16**, 64-80 (in *Plant Breed. Abstr.* **36**, 6037).

JONARD P., 1967. (Communication personnelle).

KENWAY C. B., PET H. B., 1939. Researches on drougth resistance in spring heat. 1. A machine for measuring the resistance of plant to artificial drought. *Can. J. Res.*, **17**, 294-296.

MOULE C., 1960. Maturation de l'amande et échaudage chez l'Avoine cultivée. *Ann. Amélior. Plantes*, **1** 5-51.

PAQUET J., 1961. Notation visuelle de l' « aspect d'échaudage » du grain de Blé tendre à maturité. *Ann Amélior. Plantes*, **11**, 325-336, et *Bull. anc. élèves Ec. fr. Meunerie*, nº **187**, 21-28.

PAQUET J., 1964. Phases d'évolution des matières protéiques dans le grain de Blé tendre entre la fécondation et la maturité (semis d'automne). *Bull. anc. élèves Ec. fr. Meunerie*, nº **199**, 9-14.

SANDHU A. S., LAUDE H. H., 1958. Tests of drougth and heat hardiness of winter wheat. *Agron. J.*, **50** (2), 78-81.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (1), 29-47.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES RAPPORTS ÉVOLUTIFS DE *LOLIUM PERENNE* ET DE *LOLIUM TEMULENTUM*.

M. RUDELLE (1) et S. ESSAD

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

L'hybridation réalisée entre *Lolium perenne* L. et *Lolium temulentum* L. a permis de mettre en évidence un certain nombre de traits caractéristiques de leur isolement reproducteur. Les mécanismes d'isolement de ces deux espèces semblent reposer essentiellement sur :

1. différences d'écologie et de biologie florale,
2. inter-incompatibilité sujette à modifications importantes chez *L. perenne*,
3. létalité de certaines combinaisons génomiques de l'albumen,
4. inversions et translocations plus ou moins masquées par un facteur d'asyndèse non déterminé,
5. facteurs de stérilité non identifiés.

Ces divers mécanismes sont superposables, aux variations d'intensité près, à ceux qui ont déjà été décrits entre *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* HUDS.

INTRODUCTION

Le genre *Lolium* est très nettement défini et se compose d'un nombre d'espèces limité qu'on peut répartir en deux groupes incontestables. La section *Eulolium* G. et G. rassemble les formes allogames : *L. perenne* L., *L. italicum* A. BR., *L. multiflorum* LAMK. et *L. rigidum* GAUD. La section *Craepalia* GODR. rassemble les formes autogames *L. temulentum* L., *L. remotum* SCHRK. et *L. subulatum* VIS. La valeur d'espèces attribuée par les flores aux différentes formes à l'intérieur de la section *Eulolium* a été sérieusement ébranlée depuis une trentaine d'années par les travaux des généticiens et cytogénéticiens (voir mises au point de JENKIN et THOMAS 1938 ; ESSAD 1954, TERRELL 1966). Ces travaux ont même remis en question la position

(1) Adresse actuelle : Établissements BARBERET, La Londe Les Maures (Var).

systématique du *G. Lolium*. Jusque-là rattaché à la tribu des Hordées (voir PRAT, 1960), l'évidence des faits génétiques conduit à intégrer ce genre dans la tribu des Festucées (STEBBINS, 1956). On a pu admettre jusqu'ici que *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* HUDS. se comportent entre eux comme des écospecies (ESSAD 1957) au sens de CLAUSEN, KECK et HIESEY (1945). Or les résultats de JENKIN (1935 et 1954), JENKIN et THOMAS (1938) permettent de penser qu'il en est de même pour le couple *L. perenne-L. temulentum*. Il nous a donc semblé intéressant de préciser les relations de ce couple afin de les mettre en parallèle avec les résultats de l'analyse des relations *Festuca pratensis-Lolium perenne*.

Les deux hiatus séparant ces trois espèces peuvent en effet être considérés comme constituant un processus schématiquement continu : *F. pratensis* → *L. perenne* → *L. temulentum*, hypothèse qui peut trouver appui sur les possibilités extrêmement réduites de réalisation du croisement *Festuca pratensis* × *Lolium temulentum* (de CUGNAC, 1944; JENKIN, 1955). De plus, à titre d'hypothèse de travail on peut supposer que les mécanismes de spéciation mis en jeu sont les mêmes dans les deux couples. On peut aussi supposer *a priori* que ces modalités de spéciation n'y ont pas atteint le même niveau de complexité. Il devrait donc être possible de s'appuyer sur les résultats de l'analyse de l'un pour expliquer les résultats de l'analyse de l'autre. Deux processus paraissent particulièrement intéressants à cet égard d'après l'étude du couple *Festuca pratensis-Lolium perenne*. Il s'agit d'une part des remaniements chromosomiques et d'autre part des mécanismes sélectifs dirigeant la recombinaison chez les hybrides (ESSAD 1962 *a*, *b*, 1964, 1966).

L'intérêt d'une telle étude des relations phylogéniques de *L. perenne* et de *L. temulentum* s'accroît de par l'importance des différences qui les séparent, notamment la durée de vie et le mode de reproduction. De plus, l'association de la taille des feuilles de *temulentum* au tallage et à la perennité de *perenne* pourrait présenter un certain intérêt agronomique, outre la possibilité de déceler des transgressions toujours possibles lors de croisements entre types aussi différents.

I. — REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

JENKIN a publié en 1935 et 1954 les résultats de ses travaux sur le croisement *Perenne* × *Temulentum*. On peut en tirer que :

1. la fertilité femelle des croisements initiaux est comprise entre 69 et 77 caryopses p. 100 fleurs dans les deux sens du croisement. Cependant le taux de germination différencie l'utilisation de l'une ou l'autre des espèces comme parents mâle ou femelle : dans le sens *Temulentum* ♀ il ne germe que 3 à 6 p. 100 des caryopses tandis que dans le sens *Perenne* ♀ ce taux de germination varie de 19 à 91 p. 100.

2. Les rétrocroisements par *Perenne* correspondent à 2,1 p. 100 de « stimulation des ovaires » et 78 p. 100 de germination. Un certain nombre des plantules obtenues sont faibles et létales. Le type morphologique de ces R_1P varie entre celui de la F_1 et celui de *Perenne*.

3. Les rétrocroisements par *Temulentum* donnent 1,8 p. 100 de « stimulation des ovaires ». Onze caryopses obtenus ont donné 10 plantes R_1T : plusieurs sont identiques aux hybrides F_1, d'autres « tendent davantage vers *Temulentum* », une

seule est un annuel strict. Leur vigueur est normale et elles sont stériles en fécondation libre.

Un complément cytogénétique très sommaire a été apporté en 1938 par JENKIN et THOMAS qui notent chez les hybrides F_1 des étamines indéhiscentes, une fertilité pollinique nulle et des univalents dans 30 p. 100 des cellules-mères de pollen en métaphase I. Ils signalent en outre des ponts d'anaphase.

Enfin est parue en 1967, une étude où REES et JONES comparent les structures chromosomiques des deux espèces à partir d'une analyse de l'ADN nucléaire ainsi que par les méthodes habituelles à un tel travail : morphologie des chromosomes mitotiques et méioses. Ils ont tout d'abord observé que la teneur en ADN nucléaire, le volume des chromosomes et la matière sèche des noyaux isolés, des trois espèces autogames qu'ils étudient (*L. temulentum, remotum, Loliaceum*), sont d'environ 40 p. 100 plus importants que les valeurs correspondantes des espèces allogames *L. perenne, italicum, rigidum*. S'appuyant alors sur les analyses d'appariements chromosomiques au pachytène et en métaphase I des générations F_0, F_1 et R_1P [1] ainsi que sur la teneur en ADN de la R_1P, les auteurs concluent :

1. à l'absence de phénomènes sélectifs entre la F_1 et la R_1P ;

2. à l'augmentation de volume des chromosomes des espèces autogames par duplications (accompagnées de mutations) progressives réparties sur l'ensemble des chromosomes.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Lolium temulentum L. est représenté dans l'essentiel de ce travail par une lignée fixée « T_4 » caractéristique de l'espèce, tirée d'une souche obtenue du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris en 1952. Deux autres souches d'origines très différentes (voir : Discussion p. 42) ont été utilisées *a posteriori* pour juger du caractère de généralité des résultats obtenus avec T_4.

Lolium perenne L. est représenté de son côté par trois clones : « S_{52} » issu de la souche S_{24} d'Aberystwyth après une génération d'autofécondation, « P_{10} » et « PIII-$_3$ » issues toutes deux du cultivar « Primevère » et sélectionnées pour leur résistance particulière à la sécheresse.

Les techniques de culture des plantes, de pollinisations libres et contrôlées, de récoltes ainsi que de coloration des chromosomes et des grains de pollen ont été exposées en détail par ailleurs (ESSAD 1962 *b*). Les critères servant à l'analyse des méioses ont été définis et discutés dans la même publication (p. 53). Nous préciserons seulement ici la signification des paramètres de méiose employés et celle des critères morphologiques retenus pour l'étude présente.

1. *Paramètres descriptifs de la méiose*

p = fréquence d'appariement = rapport du nombre de chromosomes appariés au nombre total de chromosomes.

l = intensité de liaison = rapport du nombre de bivalents en anneau (donc à deux liaisons) au nombre total de bivalents (anneaux + droits).

L'intérêt de ces paramètres réside dans la possibilité qu'ils offrent de retrouver aisément les différents éléments de l'analyse de la méiose.

2. *Critères morphologiques retenus*

T = diamètre des tiges : mesure prise sous l'épi au niveau précis où la tige prend une forme régulièrement cylindrique.

F = largeur des feuilles : mesure de la largeur maximum du limbe de la dernière feuille culmaire.

[1] R_1P = Première génération de rétrocroisement de la F_1 par *Perenne*.
R_1T = Première génération de rétrocroisement de la F_1 par *Temulentum*.

R = longueur du rachis : mesure de l'écartement des insertions des épillets extrêmes de l'épi.

Aristation de l'épi : présence ou absence d'arêtes sur les glumelles inférieures.

dE = densité des épillets : rapport de la longueur du rachillet au nombre de fleurs de l'épillet pris en haut du tiers moyen de l'épi.

Gl = longueur de glume mesurée au niveau d'un épillet situé en haut du tiers moyen de l'épi.

Gl/lE = rapport de la longueur de glume à la longueur de l'épillet correspondant pris au niveau de référence précédemment désigné.

Les pollinisations ont été effectuées à la main avec (croisements initiaux) ou sans (hybrides F_1 × *Temulentum*) castration préalable. La génération de rétrocroisement par *Perenne* (R_1P) a été obtenue en pollinisation libre dans la pépinière au milieu de plantes de cette espèce.

III. — RÉSULTATS OBTENUS

A — *Morphologie*

La reconnaissance des espèces parentes peut être effectuée avec sécurité par les caractères indiqués dans les flores, tels que l'effilement relatif des glumelles de *Perenne* et la longueur de l'épillet par rapport à la glume : plus grand chez *Perenne*, plus petit chez *Temulentum*. Celui-ci possède un épi barbu et ses organes végétatifs sont plus développés que ceux de *Perenne*. Néanmoins ces caractères sont inaptes à caractériser utilement les hybrides. C'est pourquoi nous avons seulement retenu des caractères objectifs, susceptibles d'être soumis à l'analyse statistique. Ces caractères sont définis au chapitre II. Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 1.

Dans le cas présent, qui est celui du rétrocroisement par *Perenne*, la gamme des modalités de disjonction est extrêmement variée et de type quantitatif. Toutefois trois caractères sur les neuf étudiés ici manifestent la dominance nette d'un des parents : *Perenne* pour densité d'épillets (dE) et longueur d'épillets (lE), *Temulentum* pour nombre d'épillets par épi (nE). Les autres caractères correspondent à une F_1 intermédiaire. La transmission sélective entre F_1 et R_1P de la tendance *Temulentum* que l'on constate pour les trois caractères qui constituent la catégorie la plus représentée (T, F, Gl) se retrouve pour la tendance *Perenne* du caractère nE qui manifeste en F_1 une dominance *Temulentum*. Deux caractères présentent une transgression en R_1P : fleurs par épillet (FE) et densité d'épillet (dE) pour lesquels la transgression se réalise respectivement dans un sens positif (valeurs élevées) ou négatif (valeurs faibles). Le caractère longueur d'épillet (lE) qui manifeste une dominance *Perenne* nette en F_1 se situe au niveau de *Temulentum* en R_1P. Le seul caractère à comportement typique et différenciant significativement les quatre groupes d'individus est le rapport longueur de glume sur longueur d'épillet (Gl/lE).

Il faut aussi noter l'existence, à l'intérieur du groupe R_1P, de quatre plantes phénotypiquement proches de *Temulentum*, presque totalement femelle-stériles (0,2 plantules p. 100 épillets) et de fertilité pollinique moyenne égale à 5,5 p. 100. Ces plantes sont par ailleurs les seules plantes R_1P à présenter le mode de vie annuel [1] Dans ce cas le rétrocroisement des F_1 par *Temulentum* paraît peu probable sans qu'on puisse toutefois exclure cette possibilité. On retrouve par contre ici la situation déjà signalée chez les hybrides *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* (ESSAD, 1962 *b*) qui avait déjà supporté l'hypothèse d'un développement parthénogénétique chez les hybrides F_1.

[1] On a relevé parmi les hybrides F_1 de la famille P_{III-3}, 8 plantes perennes sur 8, 3 sur 11 dans la famille S_{52} et 18 sur 31 dans la famille P_{10}.

TABLEAU I

Caractères distinctifs

(les mesures sont exprimées en mm)

Caractères	Catégories de plantes				Différences non significatives entre moyennes de
	Perenne (28 plantes)	R_1P (51 plantes)	F_1 (21 plantes)	*Temulentum* (10 plantes)	
Densite d'épillets (dE)	1,41 ± 0,24	1,29 ± 0,17	1,40 ± 0,19	1,74 ± 0,20	P-F_1 ; transgression R_1P
Nombre de fleurs par épillet (FE)	8,54 ± 1,37	11,75 ± 2,43	8,24 ± 1,73	7,90 ± 0,99	P-F_1-T ; transgression R_1P
Diamètre des tiges (T)	1,71 ± 0,15	2,04 ± 0,33	2,01 ± 0,20	2,70 ± 0,20	F_1 - R_1P
Longueur de glumes (Gl)	9,04 ± 1,28	12,25 ± 2,93	11,18 ± 2,12	18,61 ± 1,96	F_1 - R_1P
Largeur de feuilles (F)	5,37 ± 0,58	7,41 ± 1,25	7,16 ± 0,96	13,09 ± 0,70	F_1 - R_1P
Longueur du rachis (R)	222 ± 24	228 ± 48	245 ± 36	283 ± 14	P-R_1P, F_1 - R_1P
Nombre d'épillets (nE)	19,41 ± 3,14	19,15 ± 4,37	22,80 ± 2,67	23,28 ± 2,19	P-R_1P, F_1 - T
Longueur d'épillets (lE)	15,41 ± 1,90	19,29 ± 2,18	15,73 ± 2,22	18,63 ± 1,47	P-F_1, R_1P - T
Gl/lE	0,589 ± 0,071	0,635 ± 0,132	0,710 ± 0,082	0,999 ± 0,068	
Aristation (+ p. 100)	0	11,8	100	100	

TABLEAU 2

Méiose des parents et des hybrides
Fertilités polliniques

Plante ou famille	Nombre de plantes étudiées	$p \pm s_x$	$1 \pm s_x$	Plantes à IV et III		Fertilité pollinique en %
				Nombre de plantes	IV + III p. 100 cell. (*b*)	
L. perenne (*) S_{52} (*a*)	1	1,000	0,755	0	—	85 (70 à 94)
S_{52} FL (*a*)	10	0,990 ± 0,017	0,638 ± 0,102	0	—	79 (56 à 93)
S_{52} AA (*a*)	8	0,993 ± 0,017	0,696 ± 0,096	0	—	88 (70 à 95)
(*) P_{10}	1	1,000	0,751	0	—	
P_{10} AA	8	0,989 ± 0,000	0,721 ± 0,029	0	—	82 (69 à 93)
(*) $P_{III\text{-}3}$	1	0,994	0,709	0	—	
$P_{III\text{-}3}$ AA	3	0,969 ± 0,031	0,612 ± 0,024	0	—	80 (65 à 92)
L. temulentum T_4	10	0,998 ± 0,000	0,865 ± 0,040	0	—	86 (68 à 95)
F_1 $S_{52} \times T_4$	9	0,938 ± 0,031	0,589 ± 0,388	2	4,0	< 1 (0 à 2) p. 11 plantes
F_1 $P_{10} \times T_4$	18	0,931 ± 0,041	0,545 ± 0,097	3	4,0	# 1 (0 à 14) p. 31 plantes
F_1 $P_{III\text{-}3} \times T_4$	7	0,901 ± 0,057	0,513 ± 0,069	2	5,0	< 1 (0 à 3) p. 7 plantes
R_1P $(S_{52} \times T_4)P$	18	0,972 ± 0,034	0,732 ± 0,116	1	30,0	30 (0 à 91) p. 42 plantes
R_1P $(P_{10} \times T_4)P$	14	0,963 ± 0,027	0,667 ± 0,081	0	—	39 (0 à 94) p. 44 plantes
R_1P $(P_{III\text{-}3} \times T_4)P$	14	0,973 ± 0,027	0,642 ± 0,082	2	22	42 (0 à 92) p. 51 plantes
Globalement :						
Parents	42	0,991 ± 0,025	0,724 ± 0,101	0	0	85 (56 à 95)
F_1	34	0,927 ± 0,043	0,550 ± 0,105	7	4,3	< 1 (0 à 14)
R_1P	46	0,969 ± 0,030	0,685 ± 0,102	3	24	37 (0 à 94)

* Plantes ayant servi pour les croisements.
(*a*) ESSAD 1962 *b*.
(*b*) P. 100 relatifs aux plantes présentant des multivalents. Noter que les analyses de métaphases portent sur 50 cellules par plante.

TABLEAU 3

Analyse des ponts en A_I-T_I

Plante ou famille	Nombre de plantes étudiées	Pont + Fragments			Ponts sans fragments visibles			Ponts d'aterminalisation		
		Nombre de plantes	p. 100 cellules		Nombre de plantes	p. 100 cellules		Nombre de plantes	p. 100 cellules	
			(1)	(2)		(1)	(2)		(1)	(2)
F_1 $S_{52} \times T_4$	9	9	17,9	17,9	4	6,0	1,15	2	20,0	2,3
F_1 $P_{10} \times T_4$	16	7	5,8	3,1	4	6,9	1,64	1	11,0	0,18
F_1 $P_{-III3} \times T_4$	6	4	4,05	2,56	1	2,0	0,36	0	0	0
R_1P $(S_{52} \times T_4)$ P	15	6	11,68	4,66	3	3,33	ε	0	0	0
R_1P $(P_{10} \times T_4)$ P	14	3	3,33	ε	2	3,0	ε	0	0	0
R_1P $(P_{III-3} \times T_4)$ P	11	3	6,66	2,25	1	4,0	ε	0	0	0
Globalement :										
Perenne	31	5	2,33	ε	9	2,08	1,42	0	0	0
T_4	7	0	0	0	1	2,0	ε	4	6,0	3,72
F_1	31	20	11,40	8,18	9	4,2	1,19	3	19,1	1,67
R_1P	40	12	8,33	2,50	6	3,33	ε	0	0	0

Ponts p. 100 cellules : (1) parmi les plantes qui en présentent, (2) pour l'ensemble des plantes de la famille. ε = < 1 p. 100.

B — *Méiose*

Cet aspect important des relations entre espèces a été analysé par l'emploi des critères définis précédemment (cf. chap. II). Les résultats obtenus sont donnés dans les tableaux 2 et 3.

Les valeurs de p (fréquence d'appariement) et de l (intensité de liaison) sont maximales pour les parents et très sensiblement réduites chez les F_1. Le relèvement constaté chez les R_1P ne rétablit cependant pas ces valeurs au niveau des parents : une asyndèse sensible persiste.

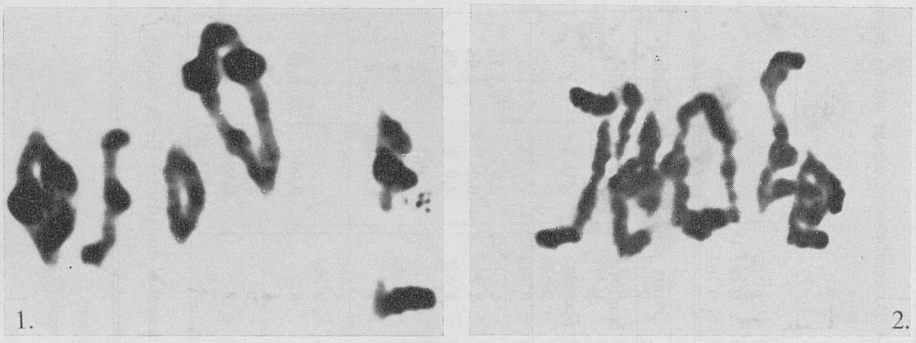


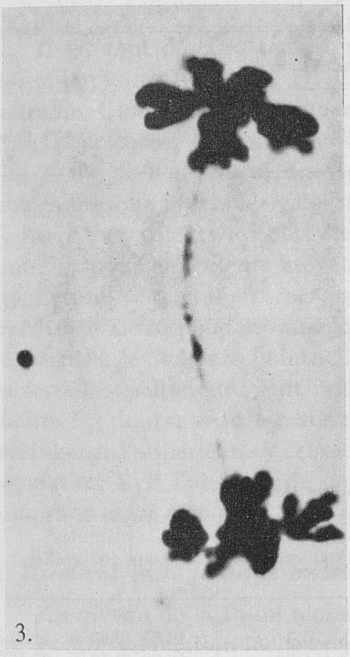
FIG. 1 et 2. — *Métaphases I de méiose avec quadrivalents* (x 2 000)

Un deuxième phénomène caractéristique est l'apparition de quadrivalents (fig. 1 et 2) et de trivalents chez les F_1 et les R_1P tandis que ces associations n'apparaissent pas chez les parents. On remarquera en outre que la proportion de plantes à multivalents est faible dans les deux catégories de plantes (F_1 et R_1P) mais que la fréquence de telles configurations par plante est beaucoup plus grande chez les R_1P que chez les F_1.

Le tableau 3 met en évidence l'aspect fort hétérogène de la formation des ponts de chromatine en anaphase I. Trois types de ponts ont été observés et répertoriés séparément : les ponts avec fragment (fig. 3), correspondant au schéma classique de l'inversion paracentrique, les ponts sans fragment visible, les ponts (fig. 4) résultant d'un blocage de la terminalisation (« *side-arm-bridges* » des auteurs de langue anglaise) Les caractéristiques les plus apparentes de ce tableau sont l'absence de ponts avec fragments chez *Lolium temulentum* ainsi que l'absence de ponts du troisième type chez *L. perenne* et dans les R_1P.

A la discussion présentée par ESSAD (1962 *b*) au sujet de ces *ponts d'aterminalisation* il convient d'ajouter la publication de LEWIS et JOHN (1966) qui apporte de nouveaux éléments d'interprétation : tous les ponts observés pourraient résulter de ruptures spontanées de chromatides suivies de soudures entre extrémités rompues ne rétablissant pas la structure primitive. Dans le cas présent on peut seulement mettre en évidence que la formation de ponts avec fragments paraît globalement en accord avec l'hypothèse d'inversions paracentriques : absence d'hétérozygotie structurale chez *Temulentum* (espèce autogame), cette hétérozygotie étant maximum

en F_1, intermédiaire pour la R_1P et relativement faible chez *Perenne* (espèce allogame). En outre les résultats en cause semblent séparer nettement les ponts sans fragments des ponts avec fragment d'une part, des ponts d'aterminalisation d'autre part. Cesderniers, particulièrement, sont nettement sans relation avec l'état d'hétérozygotie du matériel végétal et sembleraient tout au plus attachés à l'espèce *Temulentum* bien que trois plantes de cette espèce sur sept n'en aient pas présenté dans les conditions de nos observations.



3.

4.

FIG. 3 et 4. — *Ponts observables en anaphase I de méiose: pont d'inversion avec son fragment caractéristique* (fig. 3) *et pont d'aterminalisation* (fig. 4) (x 2 000)

C — *Fertilités* [1]

1. *Fertilités femelles.*

Les tableaux 4 et 5 rassemblent les données recueillies sur le plan femelle. Il est important de souligner que dans le cas du croisement initial où *Perenne* est employé comme mère le nombre de caryopses obtenus ne signifiait rien étant donné que nous avons trouvé tous les intermédiaires entre des ovaires ayant subi un faible gonflement et des caryopses dont la longueur atteignait au maximum et très exceptionnellement, les 3/4 de celle des glumelles. Au total, sur 340 fleurs et pour 57 plantules (ou 48 plantes) obtenues, nous avons compté 18 caryopses atteignant ou dépassant la moitié de la

[1] Voir la discussion de ces notions dans ESSAD 1962 *b*, V A et B. (p. 68 à 73 et p. 76 de la présentation « thèse »)

longueur des glumelles (dont 12 pour « P_{10} »). Nous avons donc seulement tenu compte de la fertilité-plantules. D'autre part le croisement ♀ *Temulentum* × *Perenne* ♂ donne des caryopses d'apparence échaudée, très ridés et d'une couleur brune qui tranche sur le jaune verdâtre des caryopses normaux. Lors de la mise en germination ces grains se putréfient très rapidement.

TABLEAU 4

Croisements initiaux : fertilité femelle des différentes souches utilisées

Parent ♀	Nombres de				
	fleurs castrées et pollinisées	plantules récoltées	plantules p. 100 fleurs	plantes obtenues	plantes p. 100 fleurs
L. perenne S_{52}	138	12	8,7	10	7,2
L. perenne P_{III-3}	135	9	6,7	7	5,2
L. perenne P_{10}	67	36	53,8	31	46,3
L. temulentum T_4	208	0	0	0	0

TABLEAU 5

Fertilité femelle des F_1 et R_1P en pollinisation libre

Familles	Nombres de			
	plantes étudiées	caryopses pour 100 épillets	plantules p. 100 caryopses	plantules pour 100 épillets
F_1 ($S_{52} \times T_4$)	10	81,65	31,4	18,85 (0,93 à 49,8)
F_1 ($P_{III-3} \times T_4$)	7	22,47	55,29	13,79 (0,10 à 38,45)
F_1 ($P_{10} \times T_4$)	31	51,65	46,61	18,98 (0 à 50,71)
F_1 Global	48	53,58	44,71	18,19 (0 à 50,71)
R_1P ($S_{52} \times T_4$) P	17	172,78	75,18	147,12 (0 à 342)
R_1P ($P_{III-3} \times T_4$) P	18	212,73	88,11	200,26 (0 à 572)
R_1P ($P_{10} \times T_4$) P	14	242,93	81,86	217,07 (0,7 à 472)
R_1P Global	49	207,50	81,84	186,63 (0 à 572)

Note : Les fertilités-plantules des espèces parentes se sont établies à 255 et 236 p. 100 épillets chez *Lolium perenne* et *L. temulentum* respectivement.

Globalement il apparaît que, pour les croisements initiaux, la fertilité-plantes est faible à bonne dans le sens *Perenne* ♀ mais nulle dans l'autre sens. On peut aussi noter la très grande différence de fertilité de *Perenne* « P_{10} » comparée à celle des deux autres clones de même espèce. Cette différence ne se retrouve pas dans les descendants F_1 et R_1P qui sont, à l'égard des fertilités femelles notamment, très homogènes. La fertilité extrêmement faible de la F_1 se trouve pratiquement multipliée par 10 à la

génération suivante issue du recroisement par *Perenne*. On remarquera aussi qu'il apparaît chez la F_1 une corrélation inverse entre le grainage (22 à 82) et la germination (31 à 55) qui tamponne la fertilité-plantules des familles pour des valeurs très voisines (14 à 19).

La fertilité du rétrocroisement contrôlé des hybrides F_1 par *Temulentum* a été extrêmement faible : nous avons obtenu 3 plantules pour 544 épillets. Ces individus sont en cours d'étude.

2. *Fertilités polliniques* (tabl. 2).

Il est tout d'abord remarquable que la fertilité pollinique des différentes catégories de plantes (parents, F_1, R_1P) soit aussi homogène entre familles d'une même catégorie. Globalement on remarque la chute brutale de fertilité de la F_1 qui néanmoins peut conserver des valeurs relativement fortes à titre exceptionnel (une plante à 14 p. 100 de bon pollen). La R_1P correspond à une population où se trouvent représentées presque toutes les valeurs possibles, depuis la stérilité maximale des hybrides F_1 jusqu'aux valeurs les plus élevées des familles parentes, avec une majorité nette toutefois pour les valeurs moyennes à faibles. On peut subdiviser la population des 137 mesures obtenues en trois groupes délimités par les valeurs 15 p. 100 et 60 p. 100 : les effectifs correspondant aux échantillons de fertilité croissante sont de 37, 68 et 32. Concernant les valeurs habituelles aux F_1 on relève l'existence de 14 plantes dont les fertilités polliniques sont inférieures ou égales à 3 p. 100 (maximum normal des plantes F_1) dont 4 avec 0 p. 100 ; leur moyenne correspond à une valeur de 1,4 p. 100, : sensiblement supérieure à celle des familles F_1. Mais on remarquera surtout dans la population R_1P l'absence de ces plantes dont les fertilités polliniques faibles sont comprises entre 0 et 1 p. 100 et qui sont abondantes dans la catégorie F_1.

3. *Relations entre fertilités mâles et femelles.*

Au niveau de la F_1 on n'observe aucune relation entre fertilités mâles et femelles. Par contre une liaison lâche apparaît dans la R_1P : les faibles fertilités ♂ (inférieures à 15 p. 100) correspondent très nettement à de faibles fertilités ♀ (inférieures à 140 plantules p. 100 épillets) ; les fertilités ♂ moyennes (comprises entre 15 et 60 p. 100) correspondent aux fertilités ♀ moyennes à fortes (supérieures à 140 plantules p. 100 épillets) ; les fertilités ♂ supérieures à 60 p. 100 se retrouvent dans toute la gamme des fertilités ♀. Ce qui signifie que l'on rencontre rarement dans cette catégorie de plantes des individus mâle-stériles et femelle-fertiles mais qu'inversement, on peut obtenir des individus mâle-fertiles à faible fertilité femelle.

IV. — DISCUSSION

A — *Caractères morphologiques*

Certains des caractères morphologiques qui distinguent les deux espèces présentent des disjonctions $F_1 \rightarrow R_1P$ apparemment aberrantes (cf. tabl. 1). Le tableau 6 montre de façon très nette l'existence des deux transgressions relevées ainsi que le transfert apparent de dominance entre F_1 et R_1P des caractères lE et nE. L'influence

du parent récurrent ne se fait pas sentir pour les caractères Gl, F et T. Les deux seuls caractères dont la disjonction paraisse normale sont les caractères R et Gl/lE. Or, dans une situation telle que celle-ci, la difficulté d'interprétation tient à l'interaction de deux éléments dont on ne sait rien : existence possible de phénomènes sélectifs et déterminisme génétique des caractères étudiés. Ce qui revient à résoudre une seule équation à deux inconnues.

TABLEAU 6

Comportement des caractères morphologiques quantitatifs caractéristiques, en F_1 et R_1P du croisement Lolium perenne × Lolium temulentum.

Correspondances des abréviations dans le tableau 3. Explications dans le texte ci-dessous

		F_1		
		Perenne dominant	Intermédiaire	*Temulentum* dominant
R_1P	Transgression négative	dE		
	# *Perenne*			nE
	Intermédiaire F_1 — *Perenne*		Gl / lE R	
	# F_1		Gl T F	
	# *Temulentum*	lE		
	Transgression positive		FE	

Les résultats présents autorisent cependant une tentative dans ce sens. Les caractères dont le comportement est le plus aberrant sont des caractères d'épillets et il existe entre ces caractères des relations de dépendance qu'il est facile d'établir. D'une part, en effet, le caractère lE (longueur d'épillet) est égal, à une constante près, au produit de deux autres caractères : densité des épillets (dE) et nombre de fleurs par épillet (FE). Il est donc évident que son comportement propre n'a pas d'intérêt dans un contexte génétique. Par ailleurs le comportement relatif des caractères dE et FE semble bien indiquer l'existence d'une relation biologique telle que l'accroissement du nombre de fleurs par épillet (FE) entraîne une réduction de longueur d'un article du rachillet (dE) à partir d'un certain seuil. Le caractère FE aurait donc ici la signification génétique majeure. Néanmoins il reste possible que son comportement soit dirigé par plusieurs facteurs élémentaires dont les disjonctions soient parfaitement aléatoires. Il est aussi possible que le comportement équilibré du caractère Gl/lE soit dû à sa complexité génétique même (voir tabl. 6). Mais il est finalement remarquable que sur six caractères susceptibles d'être ici considérés comme élémentaires, un seul (R) se comporte comme un caractère quantitatif type. Trois semblent indiquer l'élimination par la F_1 des facteurs génétiques *Perenne*

correspondants (Gl, F, T) et un la perte du facteur *Temulentum* (nE). Le sixième caractère (FE) exprime une transgression incontestable de l'ensemble de la population R_1P, sans dissymétrie apparente de la courbe de distribution et avec un écart-type nettement supérieur à celui des parents et F_1.

Cet ensemble de résultats plaide donc nettement en faveur de l'existence de mécanismes sélectifs susceptibles de jouer parfois en faveur des facteurs génétiques *Perenne* mais plus souvent *Temulentum*.

On peut noter par ailleurs que les R_1P aristées et fertiles ressemblent beaucoup à des *Lolium italicum* ou *multiflorum* en raison de la largeur des feuilles, de l'épaisseur des tiges et du nombre de fleurs par épillet. On peut aussi remarquer que l'identification morphologique des quatre populations étudiées peut être faite suivant les indications du tableau 7.

TABLEAU 7

Caractères distinctifs	Catégories discernables	Caractères d'appoint
1° Largeur de feuilles (F = 13,1)	*Temulentum*	Gl (18,6), $\frac{Gl}{lE}$ (1,0)
2° Nbre fleurs p. épillet (FE = 11,7) Densité d'épillets (dE=1,3)	R_1P	Gl (12,2), F (7,4), nE (19,1)
3° Aristation (— et +)	*Perenne* et F_1	Gl (9 et 11,2), T (1,7 et 2,0) F (5,4 et 7,2), nE (19,4 et 22,8)

B — *Méioses*

Les résultats de l'analyse des méioses (tabl. 2 et 3) confirment et précisent ceux de Jenkin et Thomas ainsi que ceux présentés par Rees et Jones. Des éléments nouveaux sont aussi apportés.

C'est ainsi que, selon Rees et Jones, la transformation des chromosomes *Perenne* en chromosomes *Temulentum* se réalise par duplications successives accompagnées à chaque étape par les mutations nécessaires pour intégrer les duplications à l'ensemble génotypique en leur ôtant leur caractère défavorable intrinsèque. On aboutit ainsi à des chromosomes plus riches en « chromatine », donc plus grands, qui pourraient donc ainsi, toujours selon ces auteurs, former davantage de chiasmas. Par ailleurs ces différences structurales multiples réparties sur l'ensemble des chromosomes doivent entraîner une réduction du taux d'appariement chez les hybrides F_1. Or nous constatons en effet, en accord avec les résultats expérimentaux de Rees et Jones, une intensité d'association supérieure chez *Temulentum* (l = 0,865) à ce qu'elle est chez *Perenne* (l compris entre 0,612 et 0,755) ainsi qu'une réduction significative des associations chromosomiques de la F_1 (p = 0,927, l = 0,550 pour des valeurs de 0,991 et 0,724 respectivement pour la moyenne des parents). La R_1P présente une amélioration nette de ces paramètres qui demeurent cependant inférieurs à ceux des parents (p = 0,969, l = 0,685). Mais il faut remarquer ici (voir

tabl. 2) que la variation constatée dans cette génération R_1P est absolument identique à celle des autres catégories de plantes, c'est-à-dire très inférieure à ce que l'on pourrait attendre dans l'hypothèse de l'absence de phénomènes sélectifs. Or cette hypothèse avancée par REES et JONES est déduite de la courbe de distribution des valeurs d'ADN nucléaire qu'ils ont obtenue pour la R_1P. Or il faut remarquer (cf. p. 7 de l'article cité) que si cette courbe comprend les valeurs de *Lolium perenne* elle n'englobe absolument pas celles de la F_1. Nous pensons qu'on aurait donc en réalité, comme dans les valeurs des paramètres de méiose, disparition d'éléments *Temulentum*. Nous remarquerons aussi que l'amplitude de variation de la courbe de distribution des valeurs d'ADN nucléaire de la R_1P est grande et s'accorde par là à l'hypothèse d'une relation causale avec des facteurs multiples.

Un autre aspect notable, bien que jamais encore signalé à notre connaissance, de la méiose de ces hybrides, est l'existence de quadrivalents (fig. 1 et 2). Ces configurations ne peuvent être interprétées, dans de telles conditions que comme étant l'indice de translocations réciproques hétérozygotes. Quelles précisions peut-on apporter à ce sujet ? On constate tout d'abord qu'aucun quadrivalent n'a été observé chez les plantes parentes, *Perenne* ou *Temulentum*, ni dans leur descendance. Donc ces parents doivent être considérés comme des homozygotes de structure. Par ailleurs les quadrivalents apparaissent dans toutes les familles F_1, par conséquent les différences de structure chromosomique considérées caractérisent la relation *Temulentum* T_4 et *Perenne*. L'homologie de comportement à cet égard des trois souches *Perenne* plaide en faveur de leur représentativité de l'espèce *Lolium perenne*. Nous avons par ailleurs réalisé des hybrides F_1 entre T_4 et deux autres souches, totalement indépendantes, de *Lolium temulentum* [1] : leurs méioses étant parfaitement comparables à celles des *Temulentum* non hybrides nous en avons conclu à une représentativité satisfaisante de la structure chromosomique de *Lolium temulentum* par T_4. On est donc fondé à admettre que les configurations en question sont caractéristiques des relations qui unissent *Lolium perenne* et *Lolium temulentum*. Cette hétérozygotie structurale qui doit donc exister chez tous les hybrides F_1 ne se manifeste pas régulièrement (voir tabl. 2). Une plante F_1 sur 5, seulement, forme des quadrivalents. Les trois plantes R_1P qui présentent des quadrivalents descendent de plantes F_1 qui n'en présentaient pas : $(52 \times T_4)$-4, P_{III}-3 $\times$ T_4)-3 et -8. Par ailleurs les plantes qui en présentent ne les forment pas fréquemment dans leurs CMP et, plus encore, les fréquences de formation des quadrivalents dans ces plantes sont extrêmement variables : de 2 à 30 IV pour 100 cellules avec les fréquences les plus fortes en R_1P (10 à 30 p. 100 contre 2 à 8 en F_1). Il apparaît donc nettement que certaines influences interviennent pour limiter, de façon variable entre plantes, ou supprimer, la réalisation des associations multiples. Ces influences, qui sont très probablement géniques d'après les observations *supra*, sont fort gênantes pour l'interprétation des relations spécifiques. On ne peut en effet ni préciser le nombre de translocations réciproques en cause (2 IV ont été observés simultanément dans une cellule de la plante $(52 \times T_4)$-4-12), ni la longueur relative des segments impliqués, ni même préciser la fréquence de passage de la structure *Temulentum* à la R_1P.

[1] Il s'agit de T_5, souche originaire du Finistère (Morlaix) et de T_6, souche originaire de la Lozère (Mende). Ces deux souches nous ont été transmises par notre collègue et ami J. KERGUELEN du Laboratoire de Recherches sur les Plantes fourragères de Rouen.

En ce qui concerne les ponts de chromatine observés en A_1-T_1 (fig. 3 et 4), seuls les ponts avec fragments autorisent quelque conclusion quant aux relations *Perenne-Temulentum*. Nous avons vu que l'interprétation la plus probable revenait à les considérer comme résultant d'inversions paracentriques. Il apparaît donc, par rapport à *Perenne* (allogame) où ces ponts apparaissent parfois et à *Temulentum* (autogame) où ils ne sont pas apparus, que les F_1 en sont particulièrement riches (voir tabl. 5). Les remarques faites *supra* concernant la limitation de formation des quadrivalents s'appliquent aussi ici : une seule CMP, dans une seule plante (52 × T_4)-7 présente simultanément deux ponts avec fragments. On peut donc seulement conclure à l'existence de deux inversions ou plus différenciant les deux espèces.

C — *Fertilités*

La stérilité importante, mâle et femelle, des hybrides F_1 est une caractéristique fondamentale de différenciation spécifique. Leur stérilité mâle est telle que les étamines sont indéhiscentes. Une faible fertilité femelle autorise la production de descendants par rétrocroisement mais surtout avec *Perenne* (18 plantules p. 100 épillets contre 250 environ chez les espèces parentes et contre 0,5 en rétrocroisement avec *Temulentum*. La génération suivante, R_1P, manifeste un relèvement moyen immédiat de la fertilité ♂ et ♀ (tabl. 2 et 5) qui demeure néanmoins nettement inférieure à celle des espèces parentes : 37 p. 100 de pollen apparemment normal, 187 plantules p. 100 épillets. Il faut remarquer que ces fertilités sont très variables d'une plante à l'autre à l'intérieur de chaque famille de la F_1 ou de la R_1P. Dans ce dernier groupe en particulier on observe toute la gamme des fertilités possibles, sans corrélation stricte entre les fertilités ♂ et ♀. En outre, l'homogénéité des trois familles de chaque groupe est remarquable, tant pour les moyennes que pour les valeurs extrêmes, surtout si l'on considère l'hétérozygotie des parents *Perenne*. Ces caractères semblent donc bien être sous la dépendance de facteurs que l'on pourrait appeler « spécifiques » c'est-à-dire liés de façon intrinsèque à l'espèce. Il est de toute façon incontestable que les stérilités observées sont bien supérieures à celles que l'on pourrait attendre de la seule asyndèse constatée. En se basant sur les résultats obtenus précédemment par Essad (1962 *b*, fig. 32) chez *Lolium perenne*, aux valeurs de *p* relevées ici chez la F_1 pourraient correspondre des fertilités polliniques de 50 à 60 p. 100. Par ailleurs les plantes F_1 présentant des quadrivalents ne manifestent aucun caractère de stérilité particulier. En ce qui concerne les trois plantes R_1P formant des multivalents, les données que nous possédons sont insuffisantes pour tirer des conclusions sur une corrélation possible avec les caractères de fertilité femelle (deux plantes à 2,6 et 2,7 plantules p. 100 épillets, une plante non analysée). Les valeurs des fertilités polliniques correspondantes sont de 2 p. 100, 12 p. 100 et 63 p. 100. Dans les deux premiers cas les translocations réciproques ne sont sûrement pas seules en cause pour justifier une fertilité aussi faible mais il est parfaitement inutile, pour la troisième plante, de rechercher une autre cause de stérilité.

La confrontation de ces résultats avec ceux de Jenkin (cf. chap. I) met en évidence un désaccord qui concerne la fertilité du croisement initial avec *Temulentum* ♀. Il apparaît donc que selon les souches de *Perenne* ou de *Temulentum*, ou même selon les modalités de la pollinisation ou les conditions du milieu au moment où celle-ci

se réalise, *Temulentum* peut ou non servir de mère dans le croisement initial. Les pourcentages de réussite sont cependant très faibles et ces résultats ne modifient pas de façon importante l'aspect génétique de cette hybridation. Ceci nous conduit à remarquer que le barrage sexuel le plus apparent entre les deux espèces consiste en la très forte stérilité de l'hybridation lorsque *Temulentum* est en position de femelle. Ce sens du croisement initial est le plus probable dans la nature de par la biologie florale même des deux espèces. *Temulentum* est autogame et son pollen est libéré en faibles quantités ; il est habituellement isolé par les céréales où il vit en adventice. *Perenne*, au contraire, vit en populations denses et son allogamie est favorisée par l'abondance et l'anémophilie de son pollen. Dans le premier cas le pollen libéré tombe et se perd, dans le deuxième cas il tend à former des nuages susceptibles d'atteindre les champs de céréales et des stigmates de *Temulentum* encore réceptifs. Il semble donc normal de voir apparaître un barrage préférentiel dans ce sens du croisement. Mais cet aspect adaptatif de l'asymétrie des possibilités d'hybridation au niveau initial s'inverse à la génération suivante puisque la plus grande fertilité est le fait du pollen le plus susceptible d'atteindre les hybrides F_1. Il y a là une opposition apparente qui se résout fort bien si l'on admet que la sélection naturelle a favorisé l'installation du barrage le plus important pour l'isolement des deux espèces. La contre-sélection, apparente puisqu'elle n'a qu'exceptionnellement l'occasion de se manifester dans les conditions naturelles actuelles, résulterait alors du fonctionnement même du mécanisme mis en place au niveau privilégié.

Or on connaît l'importance de l'équilibre génétique de l'albumen par rapport aux tissus maternels et embryonnaires (Brink et Cooper, 1947 ; Valentine, 1956 ; Woodell, 1960). On sait aussi que la structure $3n$ de l'albumen est un facteur important d'asymétrie dans les croisements réciproques. De même, les études de Reusch (1959) ont montré l'importance des troubles de formation de l'albumen dans le barrage initial du croisement *Lolium perenne* × *Festuca pratensis*. On peut donc imaginer que la structure d'albumen TTP obtenue sur *Temulentum* ♀ correspond à une incompatibilité d'un ordre quelconque tandis que la structure symétrique PPT obtenue sur *Perenne* ♀ est viable. On peut aussi, en supposant l'absence de déviations sélectives dans les gamétophytes ♀, admettre que les structures d'albumen obtenues sur la F_1 sont *pp'tt'*T en rétrocroisement par *Temulentum* et *pp'tt'*P en rétrocroisement par *Perenne*. Ces formules correspondant respectivement aux formules TTP et PPT vues précédemment, on retrouve la mise en jeu du même mécanisme sélectif. On retrouve aussi par cette hypothèse le mécanisme d'établissement de la contre-sélection apparente que l'on constate au niveau $F_1 \rightarrow R_1$. De toute façon d'autres mécanismes limitent encore considérablement la fertilité des F_1.

Il est par ailleurs évident qu'un tel mécanisme biologique peut n'être pas parfait et dépendre plus ou moins directement des conditions du milieu ou de facteurs génétiques modificateurs. Ce qui expliquerait les obtentions de Jenkin et notre réussite tardive.

Quoi qu'il en soit de cette hypothèse, que des cultures d'embryons *in vitro* doivent permettre de vérifier, il apparaît nettement que l'introgression semble ne pouvoir se réaliser entre ces deux espèces que dans le sens d'un apport à *Lolium perenne* puisque les R_1 par *Temulentum* sont inviables ou stériles. On retrouve donc ici, appuyée sur d'autres apparences, la dissymétrie évolutive de l'hybridation *Lolium*

perenne × *Festuca pratensis*. Et ici encore, l'espèce réceptive est *Lolium perenne*, espèce particulièrement « tolérante » dans les croisements interspécifiques et intergénériques (voir JENKIN, 1959 ; TERRELL, 1966), espèce à qui l'hybridation interpécifique est susceptible de conserver ou d'apporter une variabilité non négligeable.

CONCLUSIONS

Le barrage qui s'oppose à l'échange de gènes entre *Perenne* et *Temulentum* est certainement moins efficace pour l'expérimentateur que celui qui sépare *Perenne* et *Festuca pratensis*. On ne retrouve pas, dans l'hybride intragénérique, la puissante déviation sélective, la stérilité importante ni la formation de gamètes diploïdes qui caractérisent le croisement intergénérique. Néanmoins les différences rencontrées semblent être de degré plutôt que de nature et les mécanismes d'isolement des deux couples d'espèces peuvent être mis en parallèle de façon frappante.

On observe tout d'abord l'existence d'un obstacle efficace à la pollinisation réciproque des espèces considérées par l'autogamie de *Temulentum* dans un cas et par un décalage important des heures d'anthèse des deux autres espèces dans l'autre cas.

Ce premier barrage est renforcé par des phénomènes d'incompatibilité dont l'efficacité est extrêmement variable. La première cause de variation est le sens du croisement : une différence faible mais sensible favorise l'hybridation *Lolium perenne* ♀ × *Festuca pratensis* ♂ tandis que l'hybridation *Perenne* × *Temulentum*, facile à réaliser avec, ici aussi, *Perenne* ♀, devient quasi irréalisable dans l'autre sens (apparemment moins difficile à réaliser dans la nature). Une deuxième cause de variation de l'efficacité des phénomènes d'incompatibilité mentionnés est représentée par des facteurs probablement génétiques qui induisent des différences considérables de succès d'un même croisement interspécifique. C'est ainsi que les résultats positifs signalés peuvent varier de 0,1 à 25 plantules pour 100 fleurs castrées et pollinisées dans le cas de *Perenne* × *Festuca pratensis*, et de 6 à 50 plantules pour 100 fleurs dans le cas de *Perenne* × *Temulentum*. Signalons enfin que, de façon générale, le premier croisement est beaucoup moins fertile (valeurs voisines de 0,2 p. 100 dans le sens le plus favorable) que le second pour lequel on peut admettre actuellement des valeurs de l'ordre de 20 p. 100.

Lorsque les hybrides F_1 sont réalisés et atteignent la maturité sexuelle ils sont encore le siège de mécanismes stérilisants qui limitent l'importance évolutive d'un tel événement. Des inversions et des translocations ont pu être mises en évidence entre les deux couples d'espèces par des analyses de métaphases et d'anaphases de division I de méiose (ESSAD 1962 *b*, 1966 ; RUDELLE et ESSAD : présente publication). Dans les deux cas il est apparu une cause limitant la pleine expression cytologique de ces remaniements. Ce facteur limitant n'est pas nécessairement l'asyndèse, faible mais constante, constatée. Des remaniements ont été décelés au pachytène d'hybrides F_1 *Perenne* × *Temulentum* par REES et JONES (*l. c.*). De toute façon les remaniements décelables en métaphase et anaphase I ne suffisent pas à expliquer la grande stérilité des hybrides F_1 et l'on est ainsi conduit à introduire la notion de « facteurs de stérilité ». Une analyse relativement détaillée a pu être réalisée à cet égard dans

le cadre des relations qui existent entre *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* (ESSAD, *l. c.*). Elle aboutit à assimiler ces facteurs de stérilité à des super-gènes selon l'acception de DARLINGTON et MATHER (1949) (voir aussi RIEGER et MICHAELIS, 1958). Leur nombre peut être très limité : 4 à 6 suffisent à rendre compte de la stérilité de cette catégorie d'hybrides F_1. Un nombre équivalent (sous réserve d'analyse des amphidiploïdes) pourrait expliquer la stérilité des hybrides F_1 *Perenne* × *Temulentum* (ESSAD 1962 *b*, VII C).

En relation incontestable avec les mécanismes stérilisants de la F_1 mais superposés à ceux qui constituent l'objet de la discussion précédente, apparaissent les éliminations et déviations sélectives. Cet aspect constitue l'ultime obstacle opposé à l'interpénétration génétique de deux espèces interfertiles. Dans le cas de l'hybride *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* la déviation sélective des disjonctions de caractères héréditaires est extrêmement brutale : elle conduit à l'élimination immédiate d'une fraction importante des caractères *Festuca* dès le premier rétrocroisement par *Lolium* et, du même coup pensons-nous, au rejet hors du courant évolutif du rétrocroisement par *Festuca*. Dans le cas de l'hybride *Perenne* × *Temulentum* on constate aussi de la même façon la mise hors du circuit évolutif du rétrocroisement par *Temulentum* mais les déviations sélectives sont beaucoup moins nettes. Elles semblent jouer, sans que leur existence soit absolument démontrée, dans le sens *Perenne* pour certains caractères, dans le sens *Temulentum* pour d'autres.

Des résultats complémentaires portant sur l'analyse comparative de la morphologie chromosomique de *Perenne* et de *Temulentum* compléteront utilement l'image actuelle des relations évolutives de ce groupe.

Reçu pour publication en novembre 1967.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE EVOLUTIVE RELATIONS OF *Lolium perenne* AND *L. temulentum*

1. The F_1 hybrids between *Lolium perenne* L. and *L. temulentum* L. were only obtained with *L. perenne* as a female. One of the three *L. perenne* plants used in the initial crosses appears as particularly compatible. The back-crosses were highly sterile with *L. temulentum* as a male but were much successful with the *perenne* pollen. A same hypothetical mechanism could explain both of these barriers of sterility : lethality of the PTT endosperm combination (i. e. with one *Perenne* genome and two *Temulentum* genomes).

2. The pollen fertilities of the R_1P (first generation of back-cross to *Perenne*) are comprised between 0 and 94 p. 100. The female fertilities of the same population are comprised between 0 and 50 plantlets per 100 spikelets.

3. On a morphological basis, the number of florets per spikelet presents a very important transgression ; some disjunctions with a clear *Perenne* or *Temulentum* tendency are brought out.

4. An obvious asynapsis appears in the hybrid meiosis (p = 0,93 in F_1 — 0,97 in R_1P — 0,99 in the parent plants). Quadrivalents and bridges are formed in the CMP.

5. A synthesis of these observations is given in order to situate both of these species in their present evolutive connection, comparatively with the relations, elsewhere studied, of *Lolium perenne* L. and *Festuca pratensis* HUDS.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRINK R. A., COOPER D. C., 1947. The endosperm in seed development. *Bot. Rev.*, **13**, 423-541.

CLAUSEN J., KECK D. D., HIESEY W. M., 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy with examples from the Madiinae. *Publ. Carnegie Inst.* **564**, 174 p.

CUGNAC A. de, CAMUS A., 1944. Un *Festulolium* expérimental nouveau : *Festulolium Colinii* = *Lolium temulentum* × *Festuca pratensis*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **91**, 16-19.

DARLINGTON C. D., MATHER K., 1949. *The elements of genetics*. London, G. Allen and Unwin Ltd, 446 p.

ESSAD S., 1954. Contribution à la systématique du genre *Lolium*. *Ann. Amélior. Plantes*, **3**, 325-351.

ESSAD S., 1957. La polyploïdie et ses aspects évolutifs en relation avec l'amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 199-226.

ESSAD S., 1962 *a*. Morphologie comparée des chromosomes de *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* HUDS. Position phylogénique des deux espèces. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, **25**, 391-396.

ESSAD S., 1962 *b*. Étude génétique et cytogénétique des espèces *Lolium perenne* L., *Festuca pratensis* HUDS. et de leurs hybrides. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, nº hors série, 103 p. (Thèse Orsay A8).

ESSAD S., 1964. Étude comparative des hybrides réciproques *Lolium perenne* L. × *Festuca pratensis* HUDS et de leur descendance. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 295-308.

ESSAD S., 1966. Recherches sur l'origine des hybrides naturels *Festuca Loliacea* 2*n* et 3*n* par la morphologie et la cytogénétique comparatives. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 5-41.

JENKIN T. J., 1935. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. II *Lolium perenne* × *Lolium temulentum* *J. Genet.*, **31**, 379-412.

JENKIN T. J., THOMAS P. T., 1938. The breeding affinities and cytology of *Lolium* species. *J. Bot.*, **76**, 10-12.

JENKIN T. J., 1954. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. VII. *Lolium perenne* with other *Lolium* species. *J. Genet.*, **52**, 300-317.

JENKIN T. J., 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. XVIII-Various crosses including *Lolium rigidum* sens. ampl. with *L. temulentum* and *L. loliaceum with Festuca pratensis* and with *F. arundinacea*. *J. Genet.*, **53**, 467-486.

JENKIN T. J., 1959. *Fescue* species (*Festuca* L.) *Handb. Pflanzenzücht.*, **4**, 418-434.

JENKIN T. J., 1959. The Ryegrasses (*Lolium* L.). *Handb. Pflanzenzücht*, **4**, 435-452.

LEWIS K. R., JOHN B., 1966. The meiotic consequences of spontaneous chromosome breakage. *Chromosoma*, **18**, 287-304.

PRAT H., 1960. Vers une classification naturelle des Graminées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **107**, 32-79.

REES H., JONES G. H., 1967. Chromosome evolution in *Lolium*. *Heredity*, **22**, 1-18.

REUSCH J. D. H., 1959. Embryological studies on seed development in reciprocal crosses between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *S. Afr. Agric. Sci.*, **2**, 429-445.

RIEGER R., MICHAELIS A., 1958. *Genetisches und cytogenetische Worterbuch*, 648 p., Springer Verlag.

TERREL E. E., 1966. Taxonomic implications of genetics in Rye grasses (*Lolium*). *Bot. Rev.*, **32**, 138-164.

VALENTINE D. H., 1956. Studies in British Primulas. V. The inheritance of seed compatibility. *New Phytol.* **55**, 289-388.

WOODELL S. R. J., 1960. Studies in British Primulas. VIII. Development of seed from reciprocal crosses between *P. vulgaris* HUDS. and *P. elatior* (L.) HILL. and between *P. veris* L. and *P. elatior* (L.) HILL. *New Phytol.*, **59**, 314-325.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (1), 49-57.

RÉSISTANCE AU FROID CHEZ LE BLÉ

II. — Réactions au stade coléoptile étudiées en conditions artificielles [1]

C. GOUJON, Nicole MAIA, G. DOUSSINAULT
avec la collaboration technique de H. Baissac

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

L'étude des descendances des 21 lignées monosomiques de la variété *Chinese Spring* croisées avec divers types de blé tendre a permis de mettre en évidence l'existence de gènes de réaction au froid au stade coléoptile, non liés aux gènes conditionnant le type de développement. Ces gènes sont localisés sur les chromosomes *7 A* et *1 B*.

INTRODUCTION

La connaissance des mécanismes de la réaction au froid du blé est nécessaire pour établir une méthode de sélection efficace quant à ce caractère important de la régularité du rendement.

Une série de travaux réalisés à la Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes de Versailles, a abouti en 1963 à la démonstration de l'existence d'une liaison physiologique entre le type de développement et la résistance au froid par endurcissement. Ces études portaient sur des plantes de blé aux stades foliaires. Il était ensuite nécessaire de savoir, si cette liaison physiologique établie au stade précédant immédiatement le tallage a la même importance dès la levée, et si d'autres facteurs de réaction au froid n'apparaissent pas à cette période de la vie de la plante.

[1] Ce travail fait suite à une étude réalisée précédemment et publiée dans *Ann. Amélior. Plantes*, 1964, **14**, 39-56.

MATÉRIEL ET MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

1. *Le matériel*

Neuf variétés ont été utilisées :

Vorochilowskaya	type hiver, très résistante au froid (1) ;
Starke	type très hiver, résistante au froid ;
Moisson	type très hiver, résistante au froid ;
Cappelle	type hiver, peu résistante au froid ;
Champlein	type demi-hiver, sensible au froid ;
Chinese Spring	type printemps, sensible au froid ;
Rex	type printemps, très sensible au froid.

Et deux lignées mutantes pour le type de développement de *Cappelle* et *Starke*, dénommées *Cappelle Printemps* et *Starke Printemps*, de type printemps et sensibles au froid.

2. *Les méthodes expérimentales*

Pour 6 variétés : *Vorochilowskaya*, *Rex*, *Cappelle* et *Cappelle Printemps Starke* et *Starke Printemps*, la localisation chromosomique des gènes conditionnant le type de développement, et de ceux déterminant la réaction au froid au stade coléoptile, est réalisée selon une méthode mise au point par SEARS ; les 6 variétés étudiées sont croisées avec les 21 lignées de la variété *Chinese Spring* et les plantes F_1 monosomiques sont détectées par comptage chromosomique. Pour chaque croisement l'étude comparative, — du type de développement des plantes F_1 monosomiques et disomiques, — de la réaction au froid des populations F_2 issues de plantes F_1 monosomiques et disomiques, permet de mettre en évidence les lignées monosomiques critiques pour les caractéristiques étudiées, donc de localiser les chromosomes porteurs de gènes qui déterminent ces caractéristiques.

En effet, dans les descendances d'une variété et d'une lignée monosomique critique, les plantes F_1 monosomiques ont un comportement différent de celui des plantes F_1 disomiques pour le caractère étudié ; de même les disjonctions pour ce caractère différent chez les populations F_2, selon qu'elles sont issues de plantes F_1 mono- ou disomiques.

3. *Les techniques*

a) Le type de développement des plantes F_1 est déterminé par le repérage des épiaisons pour un semis de fin avril, de 10 semences F_1 par croisement (essais réalisés en 1965 et 1966). Les plantes F_1 sont séparées en deux classes : — les plantes de type printemps, qui épient avant le 25 juin — et les plantes de type hiver qui épient très postérieurement au 25 juin.

La date de semis, très tardive, permet d'éliminer les types de développement intermédiaires. Cette méthode ne permet de mettre en évidence que les gènes majeurs de développement. Elle n'a pas permis étant donné l'effectif de plantes F_1 observées, de déterminer les chromosomes porteurs des gènes de précocité. Le nombre d'observations portant sur les dates d'épiaison était trop faible pour faire une analyse statistique valable.

b) La technique de passage au froid ne pouvant être précisée que par un essai préliminaire, celui-ci est réalisé, en 1964, au moyen des variétés *Vorochilowskaya*, *Moisson* et *Champlein*.

Les semis sont faits en caissettes de bois dans un mélange de terre franche et de sable, à une profondeur de 2 cm. Ces caissettes sont placées en chambre climatisée à + 10°C et soumises à 10 h d'éclairement par 24 h. Ces conditions favorisent une croissance modérée. Ensuite, les caissettes sont mises dans des conditions favorables à l'endurcissement, soit + 2°C et 10 h d'éclairement par 24 h. Les temps de croissance et d'endurcissement varient selon les traitements (tabl. 1).

L'exposition aux températures basses, de — 7°C à — 13°C, de durée variable avec le traitement, est très progressive ; le dégel a lieu à + 2°C et les plantules sont ensuite placées pendant 4 jours en serre à + 18°C avant la notation des effets du froid. Le tableau 1 rassemble les résultats relatifs aux dégâts foliaires et au nombre de plantes tuées.

(1) Résistance au froid évaluée aux stades foliaires.

TABLEAU I

Effets des températures basses sur le coléoptile de blé

Traitements	Nombre de jours à la température de		Longueur des coléoptiles traités	Variétés (1)	Dégâts constatés sur coléoptiles ou sur 1re feuille après action des températures de			
	+ 10°C	+ 2°C			— 7,2°C	— 8,9°C	— 11,2°C	— 13,1°C
N° 1	14	7	3 cm	*Vorochil.* *Moisson* *Champlein*	aucun dégât	aucun dégât df +	df (2) df +	1 T (3) 8 T 9 T
N° 2	15	0	3 cm	*Vorochil.* *Moisson* *Champlein*	aucun dégât df	df 5 T 4 T	df + 1 T 3 T	7 T 9 T 10 T
N° 3	7	7	1 cm	*Vorochil.* *Moisson* *Champlein*	aucun dégât 3 T 5 T	aucun dégât 10 T	1 T 10 T	2 T 7 T 7 T
N° 4	8	0	1 cm	*Vorochil.* *Moisson* *Champlein*	aucun dégât 3 T 3 T	aucun dégât 10 T	10 T	10 T
N° 5	3	7	0,5 cm	*Vorochil.* *Moisson* *Champlein*	df 10 T	4 T 10 T	10 T	10 T
N° 6	4	0	0,5 cm	*Vorochil.* *Moisson* *Champlein*	6 T 10 T	10 T	10 T	10 T

(1) Variétés : *Vorochilowskaya Moisson Champlein.*
(2) *df* dégâts observés sur feuilles après 4 jours à 18°C.
(3) T plantes tuées (pour 10 plantes).
df + mortification plus importante et plus étendue.

c) Les essais de mise au froid, qui portent sur les variétés étudiées et les descendances F_2 issues de croisements entre six de ces variétés et les lignées monosomiques de *Chinese Spring*, sont réalisés, en 1966 et 1967, selon une technique très proche de celle qui correspond au traitement nº 4 (tabl. 1) de l'essai préliminaire.

Les grains sont semés dans des caissettes de bois à une profondeur de 2 cm. La germination a lieu dans une chambre climatisée à + 10ºC, pendant 7 jours. Les grains ont alors germés, la longueur du coléoptile est de 6 mm environ, celle des racines séminales de 2 à 3 cm. Le froid est donné progressivement. La température descendant en 6 jours de 0ºC à des températures variables selon le matériel étudié :

8,8ºC à — 9,2ºC pour les F_2 issues de *Vorochilowskaya* ;
7,6ºC à — 8ºC pour les F_2 issues de *Rex* ;
7,2ºC à — 7,5ºC pour les F_2 issues de *Cappelle* et *Starke* ;
6,6ºC à — 7ºC pour les F_2 issues de *Cappelle Printemps* et de *Starke Printemps*.

Le dégel a lieu à + 18ºC après 2 jours à + 2ºC. La notation des dégâts de froid est faite 12 jours après la sortie de la chambre froide.

Le dispositif expérimental adopté correspond à des essais-blocs comprenant 6 répétitions de 10 plantes par lot étudié. L'analyse statistique porte sur les plantes intactes après mise au froid.

Trente huit essais ont été nécessaires pour le passage au froid du matériel.

RÉSULTATS

Les résultats statistiquement valables sont consignés dans le tableau 2 pour l'étude des types de développement, dans les tableaux 3 et 4 pour l'étude des réactions au froid.

Quelques résultats font défaut : les croisements,

(1) lignée monosomique *4 A* × *Cappelle Printemps* ;

(2) lignée monosomique *6 A* × *Cappelle Printemps*,

bien que réalisés à 3 reprises ont donné très peu de descendances viables. Pour le croisement (1), seule l'étude du type de développement en F_1 a pu être réalisée, pour le (2) aucune étude n'a pu avoir lieu sur sa descendance, les effectifs étant insuffisants.

DISCUSSION ET CONCLUSION

1. *Réactions variétales* (tabl. 3)

La résistance au froid du blé au stade coléoptile est variétale. Elle n'est pas étroitement liée au caractère plus ou moins hiver des variétés ni à la résistance au froid aux stades herbacés.

Par exemple, *Moisson*, variété très hiver et résistante au froid aux stades foliaires, ici ne diffère pas significativement de *Champlein*. *Chinese Spring* et *Rex* se classent en tête, mais il est vraisemblable que d'autres variétés de printemps n'ont pas le même comportement : les mutants printemps de *Starke* et *Cappelle* prèsentent une résistance moindre que les variétés « hiver » correspondantes. Donc pour ces deux variétés, le gène muté a aussi un rôle dans la résistance au froid au stade coléoptile.

TABLEAU 2

Type de développement des F_1 issues de croisements entre 6 variétés et les 21 lignées monosomiques de Chinese Spring

Lignées monosomiques	Parents disomiques					
	Vorochil	*Rex*	*Starke*	*Starke Printemps*	*Cappelle*	*Cappelle Printemps*
1 A	P	P	P	P	P	P
2 A	P	P	P	P	P	P
3 A	P	P	P	P	P	P
4 A	P	P	P	P	P	P
5 A	H — P	P	H — P	H — P	H — P	P
6 A	P	P	P	P	P	
7 A	P	P	P	P	P	P
1 B	P	P	P	P	P	P
2 B	P	P	P	P	P	P
3 B	P	P	P	P	P	P
4 B	P	P	P	P	P	P
5 B	P	P	P	P	P	P
6 B	P	P	P	P	P	P
7 B	P	P	P	P	P	P
1 D	P	P	P	P	P	P
2 D	P	P	H — P	P	P	P
3 D	P	P	P	P	P	P
4 D	P	P	P	P	P	P
5 D	H — P	P	H — P	H — P	H — P	H — P
6 D	P	P	P	P	P	P
7 D	P	P	P	P	P	P

P : Type de développement Printemps homogène de la F_1

H — P : F_1 en disjonction { plantes monosomiques type hiver ; plantes disomiques type printemps.

Nous constatons également que la variété *Chinese Spring* que nous utiliserons comme parent constant est plus résistante au froid que la plupart des variétés analysées.

TABLEAU 3

Nombre de plantes normales après traitement au froid pour 9 variétés
(6 essais de 6 répétitions de 10 grains)

Variétés	Température minimale atteinte						Total Variété
	— 7,4°	— 6,9°	— 8,9°	— 8,1°	— 7,7°	— 7,9°	
	Essai A	Essai B	Essai C	Essai D	Essai E	Essai F	
Vorochilowskaya	55	59	51	55	53	48	321
Chinese Spring	42	49	40	42	43	39	254
Rex	27	42	20	24	30	18	161
Starke Hiver	30	31	21	22	22	17	143
Starke Printemps	24	29	9	12	23	14	111
Cappelle Hiver	14	37	3	5	18	21	98
Champlein	15	25	8	11	11	7	77
Moisson	13	28	4	8	11	10	74
Cappelle Printemps	11	31	3	3	8	8	64
d 0,05							7,1

2. *Localisation des facteurs du type de développement et des facteurs de réaction au froid* (tabl. 2-4-5)

a) Les chromosomes *5 A* (pour *Vorochilowskaya, Cappelle, Starke* et le mutant printemps de *Starke*), *2 D* (pour *Starke*), *5 D* (pour *Vorochilowskaya, Starke, Cappelle* et les mutants printemps de *Cappelle* et *Starke*) portent des gènes « hiver » (tabl. 2).

Ces résultats permettent de localiser les mutations de développement pour le type *Cappelle Printemps* sur le chromosome *5 A* et le type *Starke Printemps* sur le chromosome *2 D*.

b) Les chromosomes *5 A* et *2 D* interviennent également dans la réaction au froid : le *5 A* pour les variétés *Vorochilowskaya* et *Cappelle Printemps*, le *2 D* pour *Starke*. (tabl 4).

c) Les chromosomes *7 A* et *1 B interviennent uniquement dans la réaction au froid*, en portant des allèles de réaction au froid équivalents ou différents de ceux portés par *Chinese Spring*.

d) Les chromosomes *2 B*, pour *Starke Printemps*, et *1 D* pour *Cappelle* interviennent de même dans la réaction au froid ; il faut remarquer que cette action, au contraire de celle qui est relevée pour les chromosomes *7 A* et *1 B* :

— est limitée à une seule variété ;

— implique des mutations localisées sur ces chromosomes : il existerait donc pour *Starke Printemps* une mutation de type de développement sur le chromosome

TABLEAU 4

Réactions comparées au froid des F_2 issues de plantes F_1 monosomiques et de plantes F_1 disomiques pour les croisements entre 6 variétés et les 21 lignées monosomiques de Chinese Spring

Lignées monosomiques	Parents disomiques					
	Voro.	*Rex*	*Starke*	*Starke Printemps*	*Cappelle*	*Cappelle Printemps*
1 A	=	=	=	=	=	=
2 A	=	=	=	=	=	=
3 A	=	=	=	=	=	=
4 A	=	=	=	=	=	
5 A	>	=	=	=	=	<
6 A	=	=	=	=	=	
7 A	<	<	<	<	<	<
1 B	<	<	=	=	<	<
2 B	=	=	=	<	=	=
3 B	=	=	=	=	=	=
4 B	=	=	=	=	=	=
5 B	=	=	=	=	=	=
6 B	=	=	=	=	=	=
7 B	=	=	=	=	=	=
1 D	=	=	=	=	<	=
2 D	=	=	>	=	=	=
3 D	=	=	=	=	=	=
4 D	=	=	=	=	=	=
5 D	=	=	=	=	=	=
6 D	=	=	=	=	=	=
7 D	=	=	=	=	=	=

— Supériorité des F_2 issues de monosomiques >
— Infériorité des F_2 issues de monosomiques <
— Équivalence des F_2 issues de monosomiques =
— Seuil de signification 0,05.

2 D et une mutation de réaction au froid sur le chromosome *2 B*, de même *Cappelle Printemps* porterait une mutation de type de développement sur le chromosome *5 A* et une mutation de réaction au froid sur le chromosome *1 D*.

TABLEAU 5

Étude pour le type de développement chez les F_1 et la résistance au froid chez les F_2 des descendances de six variétés croisées avec 5 lignées monosomiques de Chinese Spring

lignées monosomiques	Parents disomiques											
	Vorochil.		*Rex*		*Starke*		*Starke Printemps*		*Cappelle*		*Cappelle Printemps*	
	F_1 (1)	F_2 (2)	F_1	F_2	F_1	F_2	F_1	F_2	F_1	F_2	F_1	F_2
5 A	H – P	>	P	=	H – P	=	H – P	=	H – P	=	P*	<
2 D	P	=	P	=	H – P	>	P*	=	P	=	P	=
5 D	H – P	=	P	=	H – P	=	H – P	=	H – P	=	H – P	=
7 A	P	<	P	<	P	<	P	<	P	<	P	<
1 B	P	<	P	<	P	=	P	=	P	<	P	<

(1) P: Type de développement *Printemps* homogène de la F_1
H – P : F_1 en disjonction plantes monosomiques type hiver, disomiques type *Printemps*.

(2) Comparaison au seuil de signification 0,05 des réactions au froid des F_2 issues de plantes monosomiques et des F_2 issues de plantes disomiques.

Supériorité des F_2 issues de monosomiques >
Infériorité des F_2 issues de monosomiques <
Équivalence des F_2 issues de monosomiques =

* Localisation des mutations de développement.

Il paraît très vraisemblable que les deux résultats en cause sont aberrants, quoique inexpliqués, et que seuls les chromosomes *7 A* et *1 B*, chez les variétés en cause, interviennent dans la réaction au froid étudiée.

Nous pouvons donc conclure qu'il existe des facteurs de résistance au froid autres que ceux qui sont liés au type de développement. La technique actuelle de sélection pour la résistance au froid appliquée chez les jeunes générations qui consiste à repérer grâce à des semis tardifs les types les plus « hiver », pourra se compléter par des essais de résistance au froid au stade coléoptile en conditions contrôlées.

Reçu pour publication en octobre 1967.

REMERCIEMENTS

Les traitements artificiels ont été réalisés dans les chambres climatisées de la Station centrale de Bioclimatologie. Les auteurs tiennent à remercier le Directeur de cette Station ainsi que R. DURAND, pour leur constante collaboration.

SUMMARY

FROST RESISTANCE IN WHEAT.

II. — REACTIONS AT THE COLEOPTILE STAGE STUDIED UNDER ARTIFICIAL CONDITIONS

Six types of wheat — *Vorochilowskaya, Rex, Cappelle* and its spring type, and *Starke* and its spring type — were crossed with 21 monosomic lines of *Chinese Spring*. For each cross, comparative study on the type of development of the monosomic and disomic F_1 plants and on the frost reaction of the F_2 populations from monosomic or disomic F_1 plants displayed the critical chromosomes for the characteristics being studied.

1. The chromosomes which carry the « Winter » genes are *5A* (*Vorochilowskaya, Cappelle, Starke* and its spring type), *2D* (*Starke*), and *5D* (*Vorochilowskaya, Starke, Cappelle* and the spring types of *Cappelle* and *Starke*).

2. The *5A* and *2D* chromosomes effect equally the frost reactions : the *5A* for the varieties *Vorochilowskaya*, and *Cappelle*, *2D* for *Starke*.

3. The *7A* and *1B* chromosomes occur only in the frost reaction they carry the genes of resistance or sensitivity not linked to the type of development.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

MAIA N., DOMMERGUES P., GILLOT J., GOUJON C., TOUVIN H., 1967. Étude de mutants de « type de développement » isolés dans des variétés de blé tendre d'hiver. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 2, 195-206.

SEARS G. R., 1953. Nullisomic analysis in common wheat. *Amer. Naturalist*, **89**, 245-262.

TSUNEWAKI K., JENKINS B. C., 1961. Monosomic and conventional gene analysis in common wheat. II. Growth halit and awnedness. *Jap. J. Genet.* **36**, nos 11-12, 428-443.

VINCENT A., GOUJON C., 1964. Résistance au froid chez le blé. I. Association entre vernalisation et résistance par endurcissement. *Ann. Amélior. Plantes*, **14** (1), 39-56.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (1), 59-73.

LES PRUNIERS (*PRUNUS DOMESTICA*) PORTE-GREFFES DU PÊCHER. ÉTUDE ET AMÉLIORATION DE LA COMPATIBILITÉ AU GREFFAGE DE LEURS SEMIS

C. GRASSELLY

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont de la Maye
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Le semis de la variété *Saint-Julien d'Orléans* (*Prunus domestica, sub-species insititia*) est utilisé depuis longtemps en France comme porte-greffe du Pêcher. Cependant, son comportement en pépinière est très irrégulier et un pourcentage important d'incompatibilités au greffage avec le Pêcher est observé chaque année.

Dans l'attente d'une amélioration génétique à longue échéance visant à rendre plus homogène cette descendance, le choix de certains pollinisateurs améliore sensiblement la régularité morphologique des semis et élimine les incompatibilités au greffage.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Le Pêcher est habituellement greffé sur semis de Pêcher ; ce porte-greffe confère à l'arbre une croissance rapide, une bonne vigueur, une production soutenue. Cependant il exige des sols dont le pH ne dépasse pas 7,5, suffisamment perméables et aérés.

En France, il existe assez peu de sols vraiment favorables aux racines de Pêcher et les sols d'alluvions, de la basse vallée du Rhône en particulier, sont parfois trop alcalins, ou trop compacts, pour permettre un bon développement du Pêcher greffé sur des semis de *P. persica*. Pour ces raisons, on a depuis longtemps recherché et

utilisé pour le Pêcher des porte-greffes appartenant à d'autres espèces et, en particulier, à l'espèce Prunier. Les pruniers utilisés en France à cet effet appartiennent l'un à l'espèce *Prunus domestica*, sous-espèce *Prunus insititia* : il s'agit du prunier *Saint-Julien d'Orléans* ; l'autre, le *Damas de Toulouse*, semble avoir une origine hybride (1).

Le *Damas de Toulouse*, également appelé *Damas Noir*, ou encore *Saint-Julien de Toulouse* est un arbrisseau buissonnant, épineux, à fruit bleu-noir sphérique et noyau adhérent. Se multipliant par marcottage et par drageonnage, il forme naturellement des touffes très épaisses.

De très vieilles plantations sur ce porte-greffe montrent, dans la région d'Avignon, sa parfaite adaptation à des sols assez calcaires et assez souvent inondés en hiver. Malheureusement, sa tendance naturelle à drageonner, grave inconvénient

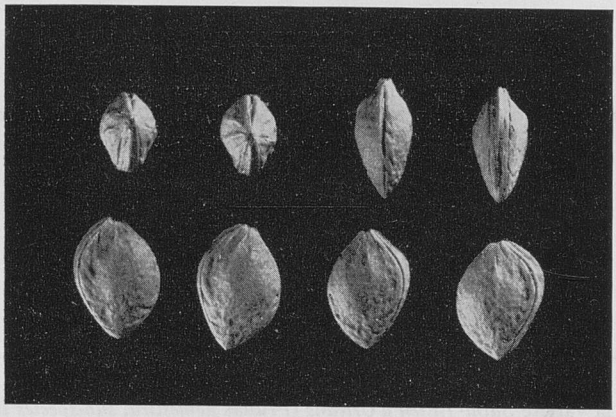


FIG. 1. — *Noyaux de la variété* Saint-Julien d'Orléans

cultural, a facilité une multiplication anarchique de ce porte-greffe, qui a conduit à la dissémination de maladies à virus des greffons aux porte-greffes et inversement. Ces dernières années, on pouvait affirmer qu'il n'existait plus de lots commerciaux de *Damas de Toulouse* indemnes de maladies à virus graves (*Ring Spot, Prune Dwarf*).

Le *Saint-Julien d'Orléans* est une vieille variété de Prunier (fig. 1) que l'on rencontre dans la région d'Orléans (Loiret) mais aussi dans toute la vallée de la Loire jusque dans la Nièvre. Cultivé au XV^e^ siècle pour la production de pruneaux séchés, il était multiplié par drageons, bien que ne drageonnant pas excessivement. Plus tard, les semis de cette variété furent utilisés par les nombreux pépiniéristes de la région comme porte-greffes des pruniers européens, de l'Abricotier et du Pêcher, avant que ne se généralise, pour ces deux premières espèces, l'emploi du prunier Myrobolan (*P. cerasifera*).

Le commerce des semences et plants de *Saint-Julien* fut florissant vers 1850, ce qui entraîna une extension de cette variété comme producteur de semences dans la région d'Orléans et de Saint-Martin-d'Auxigny, dans le Cher. Par la suite, et pour des raisons diverses, l'utilisation du semis de la variété *Saint-Julien* connut une importante diminution.

(1) Le nombre chromosomique ($2n = 40$) récemment dénombré par M. SALESSES confirme cette origine.

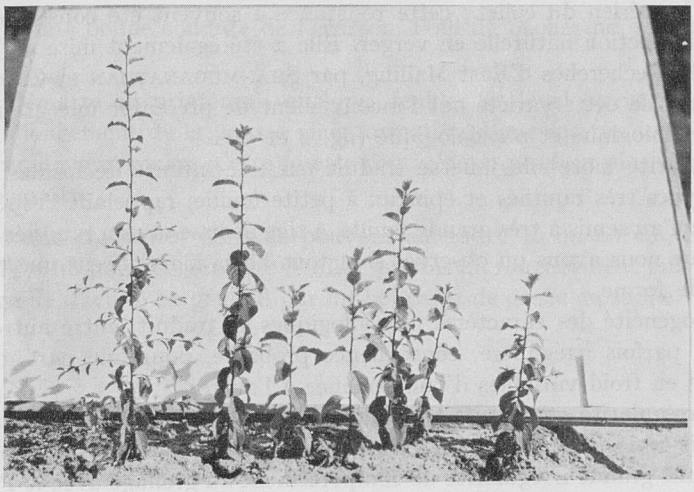


FIG. 2. — *Hétérogénéité du semis de la variété* Saint-Julien *issu de fécondation libre*

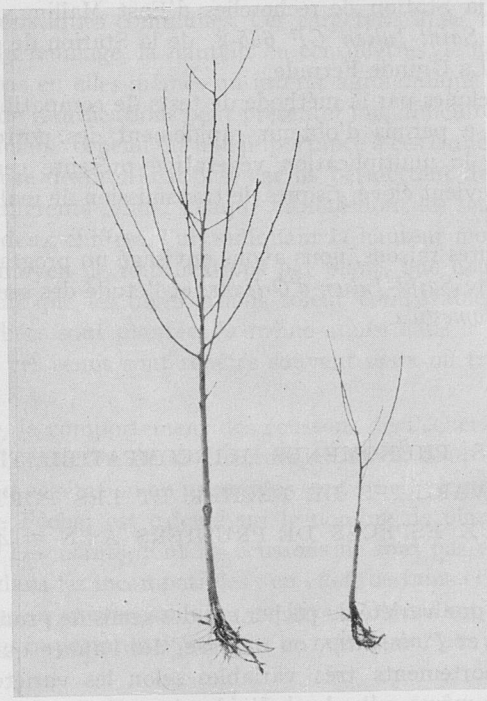


FIG. 3. — *Hétérogénéité de comportement de la même variété de Pêcher sur 2 semis de la variété* Saint-Julien, *de même âge et de même vigueur avant le greffage*

Le semis de cette variété montre une grande vigueur par rapport aux semis de nombreuses autres variétés de *Prunus domestica*, ainsi qu'une assez bonne résistance au chancre bactérien du collet ; cette résistance a souvent été constatée dans des conditions d'infection naturelle en verger. Elle a été également mise en évidence à la Station de Recherches d'East Malling, par SHANMUGANATHAN et CROSSE.

Les semis de cette variété ont l'inconvénient de présenter une grande hétérogénéité morphologique et physiologique (fig. 2 et 3).

L'irrégularité morphologique se traduit par une infinité de formes des semis, allant des types très ramifiés et épineux à petite feuille, rappelant l'espèce *Prunus spinosa*, jusqu'au semis à très grande feuille, à tige épaisse et non ramifiée. Les fruits des semis que nous avons pu observer sont tous bleus mais offrent une très grande variabilité de forme.

L'hétérogénéité des caractères physiologiques se traduit, entre autres par une germination parfois irrégulière, conséquence probable, pour une part, d'exigences individuelles en froid variables d'une semence à l'autre.

Cette irrégularité se manifeste également par une grande variation dans la sensibilité vis-à-vis de la Rouille. Enfin, et c'est un des inconvénients les plus graves, on observe une grande irrégularité de comportement au greffage avec le Pêcher.

Pour remédier à cette irrégularité et à ses conséquences après le greffage, des sélections clonales de certains pruniers et de descendants de la variété *Saint-Julien* ont été effectuées. C'est le cas des pruniers : *Brompton, Common Mussel, Pershore, Saint-Julien A*, de la Station de recherches d'East Malling, *I. N. R. A. Prunier GF 43, I. N. R. A. Saint-Julien GF 655-2*, de la Station de recherches d'Arboriculture fruitière de La Grande-Ferrade.

La sélection de clones par la méthode de tests de compatibilité suivis de multiplication végétative a permis d'obtenir rapidement des porte-greffes d'aptitudes précises. Cependant, la multiplication végétative présente certains inconvénients classiques : prix de revient élevé, risques de transmission de maladies à virus et bactériennes.

Pour ces différentes raisons, nous avons envisagé un programme d'amélioration des semis de la variété *Saint-Julien d'Orléans*, et l'étude des semis d'autres variétés de l'espèce *Prunus domestica*.

DESCRIPTION DES PHÉNOMÈNES D'INCOMPATIBILITÉ AU GREFFAGE ENTRE LES VARIÉTÉS DE PÊCHER ET LES PORTE-GREFFES APPARTENANT AUX ESPÈCES DE PRUNIERS A 2N = 48 CHROMOSOMES

Quand on greffe une variété de pêcher sur des semis de prunier appartenant aux espèces *P. domestica* et *P. insititia*, on observe, dès l'année qui suit le greffage en pépinière, des comportements très variables selon les variétés ayant fourni les semences, et souvent même selon les individus issus du semis d'une même variété. Certains plants confèrent au Pêcher une très bonne vigueur, d'autres montrent une incompatibilité plus ou moins grande.

Si l'on considère les semis qui montrent une incompatibilité au greffage avec le Pêcher, il est possible d'établir trois cas principaux d'incompatibilité :

1° malgré une bonne soudure de l'écusson, l'œil de Pêcher ne démarre pas au printemps ;

2° l'œil démarre au printemps, quelques feuilles se développent. Par la suite, il n'y a pas allongement de la pousse mais formation d'une rosette dont les feuilles deviennent rapidement rouges. Cette rosette peut végéter pendant plusieurs semaines avant de disparaître ;

3° après une croissance normale pouvant atteindre 40 ou 60 cm, on observe au cours de l'été un jaunissement des feuilles, parfois un rougissement puis le décollement de la greffe, facilité en général par un bourrelet de greffe en saillie.

TECHNIQUE ET MÉTHODES

L'observation des semis de variétés de pruniers hexaploïdes ($2n = 48$) issus de fécondation libre, permet de constater que les descendances de certaines variétés présentent des caractéristiques communes. Ces caractéristiques morphologiques qui concernent la forme du feuillage, la hauteur en centimètres, le nombre de ramifications, ne présentent pas en elles-mêmes un intérêt agronomique ; si ce n'est qu'une trop grande quantité de ramifications peut présenter une difficulté pour la réalisation du greffage. Nous attachons cependant une importance à ces caractères, en particulier la hauteur et le nombre de ramifications, car ils permettent de caractériser d'une manière chiffrée les différents semis. Chaque variété dont les semis sont étudiés est ainsi représentée par deux chiffres, l'un indiquant la hauteur moyenne de ses semis, le second le nombre moyen de ramifications par plant, que nous appelons « indice de ramification ». Afin que les observations soient comparables, les semences des diverses variétés étudiées sont plantées la même année dans le même milieu et au même écartement, et ces semis sont répétés souvent deux ou trois années consécutives.

Après le greffage, le comportement des écussons de Pêcher est noté mensuellement : la première observation étant effectuée en avril. Seuls les plants dont les écussons sont entrés en végétation au printemps sont suivis ; le pourcentage de plants incompatibles avec le Pêcher est calculé sur le nombre de plants dont l'écusson a commencé à pousser. Les plants dont les écussons ne sont pas entrés en végétation ne sont pas comptés dans les incompatibles ; en effet, certains écussons peuvent être détruits par des maladies cryptogamiques en hiver. Cependant, on observe chaque année que des nombres importants d'écussons ne reprennent pas sur les descendances de quelques variétés.

Nous citerons donc, pour chaque variété, le nombre de semis greffés, le nombre de plants dont l'écusson a repris, et le pourcentage de plants incompatibles calculé sur le nombre de plants dont l'écusson a repris.

Caractéristiques des semis de la variété Saint-Julien d'Orléans *et d'autres variétés de pruniers hexaploïdes* (P. domestica), *issus de pollinisation libre*

Les semis de plus de 30 variétés ont été étudiés entre 1954 et 1966. Les semences de la plupart des variétés ayant été semées plusieurs années, et certaines variétés considérées comme témoin ayant été reprises chaque année, c'est un total de 30 000 semis qui a été étudié, avant et après le greffage.

a) *Avant le greffage.*

Dès les premières années d'observation, deux constatations furent possibles :

— les variétés autofertiles donnent en général des semis beaucoup plus faibles que les variétés autostériles ; c'est le cas des variétés : *Prune d'Agen, Common Mussel, P. 753, Damas Blanc* ;

— certaines variétés autostériles donnent, malgré une pollinisation très diversifiée en parcelle de collection, des semis présentant une relative homogénéité due à des caractères maternels dominants ; la variété *Wilhelmine Späth* en est un exemple.

Caractéristiques des semis de quelques variétés typiques

	Hauteur moyenne (cm)	Indice de ramification
P. 20 *Common Mussel* ...	23	6,0
P. 707 *Prune d'Agen*	15	2,0
P. 686 *Brompton*	50	1,6
P. 213 *Pershore*	52	0,7
P. 433 *Damson*	48	6,9
P. 89 *Anna Späth*.....	52	2,0

b) *Après le greffage.*

Observations en pépinière. — Après greffage, par le Pêcher, des semis de la variété *Saint-Julien d'Orléans* provenant de fécondation libre et ordinairement commercialisés, on constate un pourcentage important de semis incompatibles avec le Pêcher, celui-ci variant entre 30 et 50 p. 100. Cette proportion de plants incompatibles constitue un inconvénient important que les pépiniéristes déplorent.

En outre, parmi les plants considérés comme compatibles, on constate des différences de vigueur qui justifient le classement des plants de pêchers obtenus en deux ou trois catégories commerciales. Cette irrégularité se maintient par la suite dans le verger pendant la vie de l'arbre.

Les semis des diverses variétés de *Prunus domestica* étudiées montrent, de leur côté, après greffage par le Pêcher, des comportements très différents. Il est possible de classer les variétés en trois groupes, en fonction du pourcentage de compatibilité de leurs semis avec le Pêcher :

I. — variétés dont le semis, provenant de fécondation libre, montre une forte proportion de plants incompatibles avec le Pêcher (tabl. 1) ;

TABLEAU I

Variétés dont les semis présentent un pourcentage élevé d'incompatibilité avec le Pêcher

Année de greffage	Variétés semées	Nombre de semis greffés	Nombre d'écussons repris	Pourcentages calculés sur le nombre de plants repris au printemps		
				rosettes au printemps	incompatibles en cours d'année	plants normaux
1957	P. 212 *Common Plum* *	32	23	74	13	13
1958	P. 212 *Common Plum*	241	231			14
1957	P. 214 *Brussel* *	32	3			
1957	P. 609 *Mirabelle Précoce* **	153	56	33	26	41
1957	P. 959 *Quetsche Pozegaca* *	153	24	33	33	34
1957	P. 753 Type spontané *	125	40	37	25	38
1958	P. 753 Type spontané.....	67	35	45	37	18
1961	SJ. 65 *Prunier Charente*	73	44	40	13	47
1961	*Damas Blanc* *	22	20	20	60	20
1961	*Dindonnier*.....	149	127			31
1958	SJ. 71 *Prunier Moselle*	141	100			46
1958	P. 89 *Anna Späth* **	162	126	53	5	42
1963	SJ. *Prunier Moselle*	62	16	16	46	38
1963	P. 1201 *Bodi Szilva*	87	62			57
1963	P. 1406 *Allaugne*.....	46	12			42
1965	P. 234 *de Prince*	92	61	23		
1965	P. 2146 *Sabinov* A *domestica*.....	98	73	25		

* Variétés autocompatibles.
** Variétés autoincompatibles.

TABLEAU 2

Variétés dont les semis présentent un pourcentage élevé de compatibilité avec le Pêcher

Variétés semées	Nombre semis greffés	Nombre plants repris	Pourcentages calculés sur le nombre de plants repris		
			plants en rosettes	incompatibles en cours d'année	plants normaux
P. 20 *Common Mussel* .	160	99	4	18	71
P. 221 *Monsieur Violet* ..	89	39	15	10	60
P. 221 *Bonne de Bry* ...	42	39			77
P. 221 *Bonne de Bry* ...	327	134	8	2	84
P. 221 *Bonne de Bry* ...	178	137			
P. 686 *Brompton*	86	67	20	4	75
P. 686 *Brompton*	254	205	15	13	64
P. 501 *Laxton's Utility* ..	181	88	6	10	80
P. 681-2 F1 *Saint-Julien*	31	24	0	0	100
P. 1249 *Krazinski*.....	101	99	10	9	80

II. — variétés dont le semis, provenant de fécondation libre, montre une forte proportion de plants compatibles avec le Pêcher (tabl. 2) ;

III. — variétés montrant une compatibilité intermédiaire entre les deux groupes précédents. Dans ce dernier cas, nous trouvons les semis des variétés :

Angelina Burdett	P. 228	*Reine Claude*	P. 288
Wilhelmine Späth	P. 286	*Précoce de Tours*	P. 269
F_1 *de Damas C*	P. 19-1	*Robe de Sergent*	P. 450
F_1 *de Damas de Toulouse*	P. 12-4	*Saint-Julien d'Orléans*	S. J. 63

Observations en verger. — Les plants normaux obtenus après greffage sont plantés en verger selon une répartition au hasard. Un dispositif plus classique n'est pas possible en raison des nombres d'arbres très variables selon les lots.

Verger I. — Variété greffée *Redhaven*. Sol silico-limoneux de la région d'Avignon.

TABLEAU 3

Circonférence de développement des pêchers Redhaven *greffés sur les semis de plusieurs variétés de Prunier*

Variété productrice de noyaux porte-greffes	Circonférences moyennes annuelles					Nbre d'arbres	Coefficient de variation (%)
	1958	1959	1960	1961	1962		
Premier groupe							
P. 501 *Laxton Utility*.....	69,8	89,3	162,9	243,0	313,2	64	10,7
P. 221 *Bonne de Bry*	75,2	95,7	170,5	247,7	310,0	109	14,4
P. 228 *Angelina Burdett*.....	78,3	98,7	162,9	241,4	308,0	89	12,0
P. 20 *Common Mussel*	66,9	87,8	158,6	226,8	285,2	68	13,3
Deuxième groupe							
P. 681-2 semis de *Saint-Julien*..	81,6	100,7	175,4	255,3	322,8	32	
P. 670-4 semis de *Saint-Julien*..	79,0	96,2	169,2	244,8	321,9	41	
P. 253 *Reine-Claude d'Althan*...	67,4	87,8	160,2	235,7	297,3	44	
P. 305 *Reine-Claude Béarnaise*..	79,2	95,0	156,4	222,2	285,6	34	15,4

Les porte-greffes ont été classés en deux groupes, en fonction du nombre d'arbres de chaque lot de porte-greffes. Le premier groupe comprend des lots de 70 à 120 arbres; le deuxième, des lots de 35 à 60 arbres (tabl. 3).

On remarque, après plusieurs années de végétation en verger, que les semis issus de fécondation libre des deux variétés : *Laxton's Utility* et *Bonne de Bry* donnent en pépinière un bon pourcentage de compatibilité au greffage avec le Pêcher et, au verger, des arbres très développés.

On remarque également les descendances de 681-2 et 670-4, types issus de semis de la variété *Saint-Julien*, qui confèrent un très bon développement au Pêcher.

Verger II. — Même sol, même variété-greffon, et même région que pour le verger précédent ; comparaison du semis de la variété *Brompton* à deux variétés : *P.19-2*, issue de semis de *Damas C ; P. 12-4*, issue de semis de *Damas de Toulouse* (tabl. 4).

Le semis de la variété *Brompton* qui, dans ce verger, confère le meilleur développement, montre un coefficient de variabilité très bas, qui diminue avec l'âge des arbres : 14,7 p. 100 en 1962 ; 9,8 p. 100 en 1965. Il est intéressant de comparer cette observation au fait que le semis de la variété *Brompton*, autocompatible, est un des

TABLEAU 4

Développement des pêchers Redhaven *greffés sur les semis de trois variétés de Prunier*

Variété productrice des semis porte-greffes	Circonférences moyennes annuelles						Nombre d'arbres	Coefficient de variation 1965 %
	1959	1960	1961	1962	1963	1965		
P. 686 *Brompton*....	65,0	105,5	166,2	225,1	294,0	381,5	46	9,8
P. 19-2 Semis de *Damas C*.....	64,0	103,5	166,9	225,4	280,1	353,5	45	14,6
P. 12-4 Semis de *Damas de Toulouse*	70,7	110,7	168,6	208,2	254,9	330,9	30	

plus homogènes que nous ayions observé. D'autre part, on peut signaler que les coefficients de variations obtenus avec deux clones placés comme témoins dans le même verger, et représentés chacun par 30 répétitions réparties au hasard, sont respectivement :

en 1965, de 5,9 p. 100 avec le clone GF 655-2
(clone issu d'un semis de la variété *Saint-Julien*),

et de 10,7 p. 100 avec le clone P. 1 869
(clone *virus free* de la variété *Damas de Toulouse*)

On constate donc que si la régularité des plants issus de multiplication végétative est supérieure à celle des plants issus de semis, il est possible néanmoins, avec certains semis, d'obtenir une certaine régularité.

Verger III. — Situées dans le même type de sol et également dans la région d'Avignon, trois descendances sont étudiées après leur greffage par la variété de Pêcher *Dixired* : les semis de *Brompton*, de la variété *Bonne de Bry*, du *Saint-Julien d'Orléans*, tous les semis ayant été obtenus en fécondation libre. Les circonférences moyennes obtenues dans ce verger avec un dispositif expérimental en bloc et 30 répétitions sont les suivantes :

Brompton : 343,4
Saint Julien d'Orléans : 347,5 ;
Bonne de Bry : 326,7

Ces résultats ne sont cependant pas significatifs, en raison d'une taille irrégulièrement appliquée la première année ; on peut cependant les rapprocher de ceux obtenus dans un autre verger argilo-siliceux, de type boulbène, où les semis de *Brompton* confèrent au Pêcher une circonférence de tronc légèrement supérieure (228,8) à celle conférée par les semis de *Bonne de Bry* (216,4).

A la suite de ces observations, plusieurs solutions pouvaient être envisagées pour procurer rapidement aux Arboriculteurs un semis de Prunier donnant en pépinière un pourcentage élevé de compatibilité au greffage avec le Pêcher, et en verger, un fort développement et une bonne résistance naturelle aux maladies bactériennes auxquelles l'espèce *Prunus domestica* est en général plus sensible que l'espèce Pêcher.

Il était possible d'envisager l'utilisation des semis de variétés telles que *Laxton's Utility*, *Bonne de Bry* ou *Brompton*, dont le semis répondait assez bien aux deux premiers points, les observations manquant pour juger la résistance aux maladies bactériennes. Il pouvait aussi être envisagé d'améliorer le semis de la variété *Saint-Julien*, et c'est cette solution que nous avons adoptée, les résultats des essais de comportement des pêchers greffés étant insuffisamment avancés.

Possibilités d'utilisation d'hybrides entre la variété Saint-Julien *et d'autres variétés de Pruniers hexaploïdes*

a) *Caractéristiques morphologiques de ces hybrides.*

Dès 1955, on tente d'améliorer le semis de la variété *Saint-Julien* (auto-incompatible) par le choix d'un pollinisateur judicieux. Les critères ayant servi au choix des géniteurs mâles furent les suivants :

— homogénéité morphologique aussi grande que possible de leur semis, telle qu'on la trouve chez des variétés autofertiles ;

TABLEAU 5

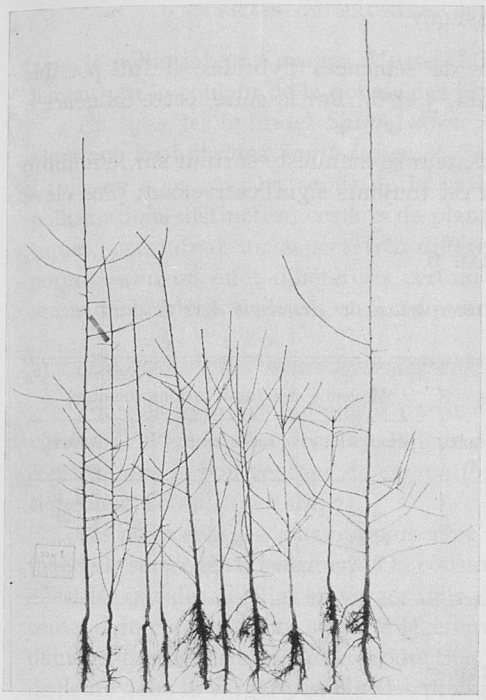
Influence des pollinisateurs sur les caractères morphologiques des jeunes semis

Variétés femelles	Variétés pollinisatrices									
	Common Mussel		*Brompton*		*Prune d'Agen*		*Pershore*		*Krazinski*	
	Ht	Rm	Ht	Rm	Ht	Rm	Ht	Rm	Ht	Rm
Saint-Julien 1954	70,0	5,8	62,5	1,0						
d'Orléans 1959	61,4	5,9			55,0	1,5				
Bonne de Bry	99,7	7,8	97,0	3,0						
Saint-Julien 1964	64,9	4,3	67,4	2,5						
d'Orléans 1967	92,4	12,1	87,3	4,0			93,4	1,9	78,0	2,3
Caractéristiques des semis des variétés mâles en fécondation libre	22,5	6,0	48,5	1,5	14,7	2,0	52,3	0,7	59,0	1,4

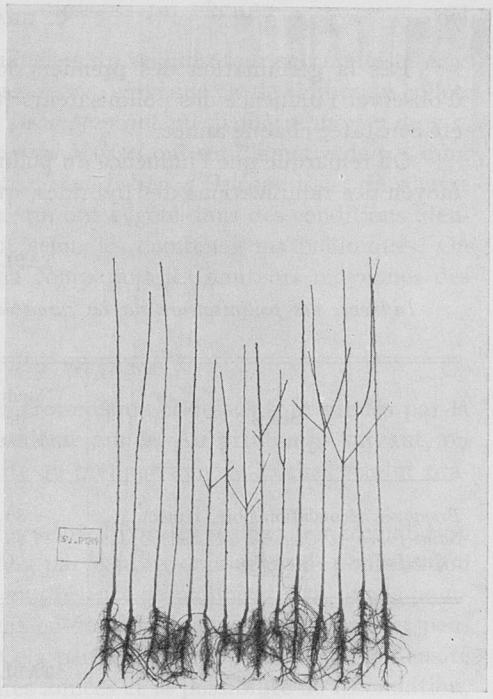
* Les premières colonnes correspondent aux hauteurs moyennes par plantes, en cm.
Les deuxièmes colonnes correspondent au nombre moyen de ramifications par plante.

— compatibilité au greffage avec le Pêcher des géniteurs multipliés végétativement ou de leur semis.

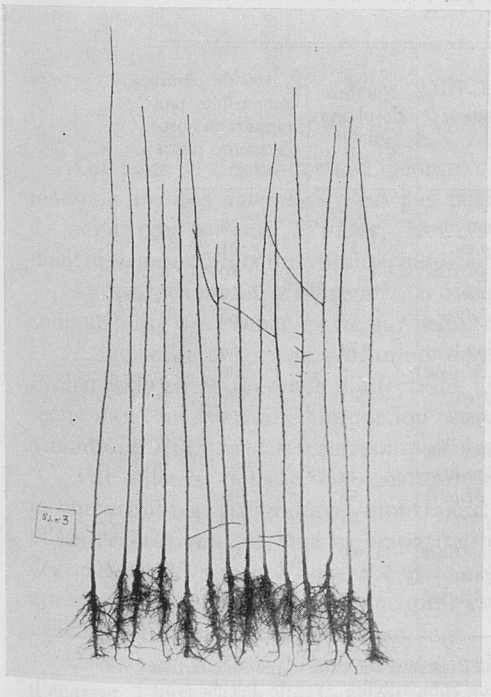
Ainsi furent choisies les variétés *Prune d'Agen*, *Common Mussel*, *Brompton* et, plus tard, *Krasinski* et *Pershore*.



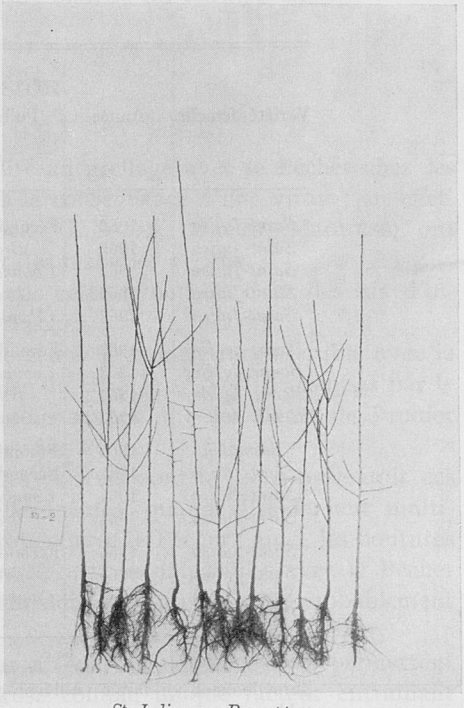
St Julien × *Common Mussel*



St Julien × *Krazinski*



St Julien × *Pershore*



St Julien × *Brompton*

FIG. 4. — *Aspect des semis hybrides de la variété* Saint-Julien *pollinisés par quatre géniteurs différents*

Dès la germination des premiers lots de semences hybrides, il fut possible d'observer l'influence des pollinisateurs (tabl. 5 et 6). Par la suite, cette influence a été constatée chaque année.

On remarque que l'influence du pollinisateur se manifeste surtout sur le nombre moyen des ramifications des hybrides, qui est toujours significativement plus élevé

TABLEAU 6

Influence des pollinisateurs sur les caractères morphologiques des semis âgés de deux ans

Semis	Nombre de semis mesurés	Moyenne des ramifications (nombre)		
		principales	secondaires	dards
Brompton, fécondation libre, témoin.....	80	8,25	3,17	8,21
Saint-Julien × *Common Mussel*.....	65	11,21	2,40	11,55
Saint-Julien × *Brompton*.....	34	8,20	2,14	5,29

TABLEAU 7

Variation du pourcentage de compatibilité au greffage de la variété Redhaven *sur différents lots de semis obtenus par fécondation libre ou contrôlée*

Variété femelle	Année	Pollinisateur	Nombre de plants greffés	P. 100 de plants compatibles par rapport au nbre d'écussons repris
Saint-Julien	1962	Fécondation libre	183	72
Saint-Julien	1962	*Brompton*	12	91
Saint-Julien	1962	*Common Mussel*	6	100
Saint-Julien	1962	*Brompton*	9	100
Saint-Julien	1962	*Prune d'Agen*	82	85
Bonne de Bry	1963	Fécondation libre	178	69
Bonne de Bry	1963	*Common Mussel*	6	100
Bonne de Bry	1963	*Brompton*	34	100
Bonne de Bry	1963	*Anna Späth*	7	50 *
Brompton	1964	Fécondation libre	247	81
Saint-Julien	1964	Fécondation libre	24	70
Saint-Julien	1964	*Common Mussel*	66	100
Saint-Julien	1964	*Brompton*	34	100
Saint-Julien	1965	Fécondation libre	1 300	70
Saint-Julien	1965	*Brompton*	462	97,7
Saint-Julien	1965	*Common Mussel*	1 431	94,5

* Les semis de la variété *Anna Späth* obtenus à la suite d'une fécondation libre donnent un faible pourcentage de compatibilité avec le Pêcher (voir tableau 1).

avec le pollinisateur *Common Mussel*. L'influence du pollinisateur se manifeste également par la couleur de la pousse des jeunes semis, ainsi que par le calibre au collet.

En 1964, les hybrides *Saint-Julien* × *Brompton* ont un diamètre moyen de 7,1, alors que les hybrides *Saint-Julien* × *Commun Mussel* ont un diamètre de 6,1 mm. La figure 4 montre les semis de la variété *Saint-Julien d'Orléans* issus de quatre pollinisations distinctes ; ces lots de plants, qui ont végété dans des conditions identiques, présentent un aspect très différent selon les combinaisons polliniques. On notera enfin un effet d'hétérosis certain en comparant les hauteurs moyennes des semis des variétés utilisées et leurs hybrides.

b) *Comportement des semis hybrides après leur greffage.*

Tous les hybrides obtenus à partir des croisements ci-dessus sont greffés par la variété de Pêcher *Redhaven* après leur deuxième année. Au printemps suivant, on constate que le pourcentage de compatibilité au greffage avec le Pêcher atteint pratiquement 100 p. 100 (tabl. 7).

Ces pourcentages sont obtenus avec des semis hybrides réalisés par fécondation manuelle sous cage d'isolement. On constatera par la suite, dans le cas de pollinisation effectuée par des abeilles en verger isolé et en présence de pollinisateurs, que le pourcentage de compatibilité se situe légèrement en-dessous de 100 p. 100, surtout pendant les premières années de production. Cela peut s'expliquer par la faible densité de fleurs dans le verger pendant les premières années et la possibilité de fécondation, non contrôlée, par des abeilles butinant loin en dehors du verger.

DISCUSSION

On peut se demander si l'incompatibilité au greffage avec le Pêcher chez les semis de *Prunus domestica* n'est pas parfois la conséquence d'une virose ; en effet, de nombreux auteurs (Tukey, McClintock, Gardner, Marth, Magness) ont montré des cas d'incompatibilité induits par des maladies à virus.

Oberle, sans être affirmatif, n'écarte pas cette hypothèse dans des cas d'incompatibilité de Pêcher greffé sur semis de Pêcher.

L'indexage de certains pruniers dont le semis se montre incompatible avec le Pêcher indique la présence d'affections virales de type *Ring Spot* transmises par le semis dans une certaine proportion ; mais nous savons que des clones de Prunier atteints de *Ring Spot* restent compatibles avec le Pêcher.

Par ailleurs, nous avons constaté que les variétés dont le semis présentait ces incompatibilités au greffage montraient elles-mêmes, quand elles étaient multipliées végétativement, une incompatibilité totale avec le Pêcher ; ainsi, les boutures des variétés *Common Plum*, *Požegača*, *Brussel*, sont incompatibles avec le Pêcher après greffage. Nous pensons donc qu'il y a transmission d'un caractère probablement génétique d'incompatibilité au greffage.

Des essais réalisés de 1962 à 1964, qui feront l'objet d'une note, nous permettent d'écarter l'hypothèse de l'action d'une virose comme unique facteur entraînant l'incompatibilité du Pêcher greffé sur semis de Prunier.

CONCLUSION

Quelques conclusions générales peuvent être tirées de ces différents essais sur la transmission de certains caractères morphologiques et physiologiques dans la descendance des variétés de pruniers hexaploïdes (*P. domestica*). Ce sont :

a) une relative régularité du semis de certaines variétés dans des conditions de pollinisation très variées, affectant la couleur de la pousse, la forme du feuillage, la présence plus ou moins abondante de ramifications allant parfois jusqu'à l'absence presque complète, dans la descendance de variétés telles que *Brompton* et surtout *Pershore*, et la constatation de la transmission de ce caractère quand ces variétés sont utilisées comme géniteur-mâle.

b) La transmission de l'incompatibilité de greffage avec le Pêcher observée dans le semis de variétés elles-mêmes incompatibles quand elles sont utilisées comme porte-greffes du Pêcher après avoir été multipliées végétativement, et sans que cette incompatibilité soit induite par des viroses.

c) La mise en évidence d'un effet d'hétérosis observé entre les semis des géniteurs issus d'autofécondation et leurs semis hybrides.

Reçu pour publication en novembre 1967.

SUMMARY

THE PLUMS « P. DOMESTICA » ROOTSTOCKS FOR PEACH-TREES. STUDY AND IMPROVEMENT OF GRAFTING COMPATIBILITY OF THEIR SEEDLINGS

In France the seedlings of european plum variety *Saint-Julien d'Orléans* (*Prunus domestica*) is used as rootstock for peach-tree, with good results, in heavy soils where the growing on peach seedling should be doubtful. The seedling of this self-sterile variety in however morphologically and physiologically irregular. The grafting incompatibility percentage with the peach variety is often 30 to 40 p. 100.

The seedlings of many plum varieties (*Prunus domestica*) showed a relative morphological regularity and a homogeneous comportment for compatibility or incompatibility after grafting with peach.

The use of these varieties as pollinator for *Saint-Julien* variety has carried a modification of morphological characters of hybrid seedlings and a compatibility improvement with the peach-trees, when the pollinator variety gives itself compatible open-seedlings with peach.

Hypothesis of virus disease responsible of this grafting incompatibility has not been retained. The production of hybrids seedlings of variety *Saint-Julien* is begun in two orchards, with two pollen combinations for a large experiment.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERNHARD R., GRASSELLY Ch., 1959. Les pruniers porte-greffes du Pêcher. *C. R. 7e Journ. fruitières et maraîchères d'Avignon*, pp. 75-99.

BERNHARD R., 1965. La propagation des variétés de Pêcher, les porte-greffes utilisés. C. R. *Congr. Pêcher*, Vérone, Italie, 20-24 juillet.

GRASSELLY Ch., 1965. Les porte-greffes du Pêcher. *C. R. Journ. fruitières et maraîchères d'Avignon.*

LABERGÈRE M., 1963. La sélection des porte-greffes des espèces fruitières à noyau, leur diffusion. *C. T. I. F. L.-Documents,* octobre.

MARENAUD C., 1966. Incompatibilité de greffage induite par les viroses chez les arbres fruitiers. *Rev. Pathol. comparée,* pp. 259-262.

OBERLE G. D., 1965. A case of rootstock scion incompatibility in peaches. *Fruit var. and hortic. digest,* **19,** nº 2.

SHANMUGANATHAN N., CROSSE J. E., 1962. Experiments to test the resistance of plum rootstocks to bacterial canker. *East Malling ann. Rep.,* p. 101.

TUKEY R. B., KLACKE R. L., MCCLINTOCK., 1954. Observation on the uncongeniality between some scion varieties and Virginia crab stocks. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.,* **64,** 151-155.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (1), 75-80.

MISE EN ÉVIDENCE DE LA SENSIBILITÉ DE DIVERS CULTIVARS DE MELON (*CUCUMIS MELO* L.) A *PYRENOCHAETA* SP. AGENT DE LA « MALADIE DES RACINES LIÉGEUSES » DE LA TOMATE

Georgette RISSER et Michèle LAUGIE
avec la collaboration technique de J.-C. RODE

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Station de Pathologie végétale,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Est, 84 - Montfavet
Institut national de la Recherche agronomique

La maladie des racines liégeuses de la Tomate, en anglais *Corky-root*, avait été jusqu'ici surtout étudiée sur les Solanées : Tomate, Piment, Aubergine, Pomme de terre, Tabac (TERMOHLEN, 1962). Très répandue dans le sud-est de la France sur Tomate et Aubergine, où elle peut causer des dégâts importants surtout les années à printemps froid, cette maladie n'avait jamais jusqu'ici été signalée sur Melon (*Cucumis melo* L.).

MISE EN ÉVIDENCE D'UNE MALADIE RACINAIRE CHEZ *CUCUMIS MELO* L.

Une serre de la Station d'Amélioration des Plantes maraîchères de Montfavet (Vaucluse) très contaminée par le champignon étant réservée à l'étude de la maladie des racines liégeuses de la Tomate, nous avons eu la curiosité d'y implanter une petite collection de cultivars de Melon au printemps 1966, à raison de cinq répétitions d'une plante par variété. En fin de récolte, la vigueur des plantes (notation très subjective) et l'importance des nécroses sur feuillage (5 = feuillage entièrement nécrosé) ont été notées et les plantes arrachées ; nous avons alors constaté la présence de zones liégeuses plus ou moins importantes sur les racines et le collet ; chez certaines plantes, le cortex racinaire était transformé en manchon liégeux pouvant facilement se détacher du cylindre central. L'importance des formations liégeuses a été notée de 0 à 5 (0 = aucun symptôme, 5 = cortex entièrement liégeux). La figure 1 présente le sys-

tème racinaire d'une plante de *Ogen*, à laquelle a été attribuée la note 0 et le système racinaire d'une plante de *Cranshaw* à laquelle a été attribuée la note 5. Les notations ont été très concordantes d'une répétition à l'autre. Le tableau 1 récapitule la moyenne des notations.

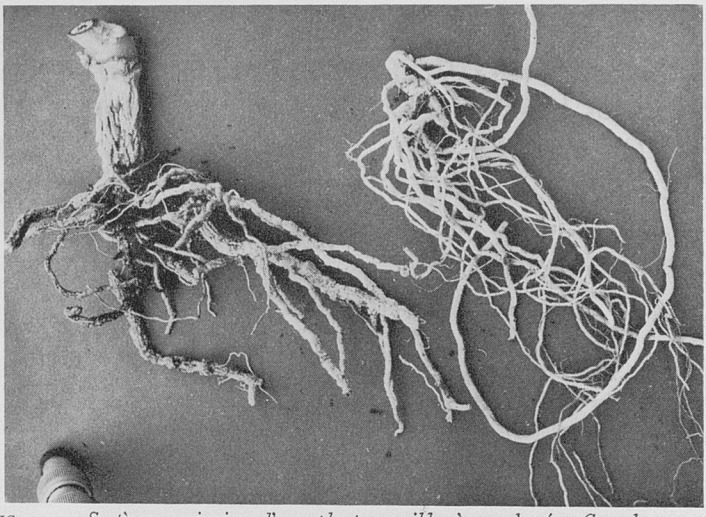


FIG. 1. — *Systèmes racinaires d'une plante sensible*, à gauche (cv *Cranshaw*, note = 5) *et d'une plante résistante*, à droite (cv *Ogen*, note = 0)

En 1967, une collection variétale plus importante a été mise en place et notée dans les mêmes conditions. Les notations sont reportées dans le tableau 2. En 1967 comme en 1966, il y a une grande corrélation entre les symptômes de liège sur collet

TABLEAU 1

Notations effectuées en 1966

Cultivars	Liège sur racine	Liège sur collet	Nécrose du feuillage	Vigueur
Doublon	0,5	0,5	1,0	4,0
Jacumba	0,5	0,5	3,5	3,3
Ogen	0,7	0	0	4,0
C. melo 17 187	0,8	0,8	1,2	2,9
Orlinabel	1,6	1,3	0	4,0
C. melo 17 188	1,7	1,0	1,3	3,3
C. melo 17 320	1,9	1,1	2,3	3,7
Ogon n° 9	2,0	0,8	3,3	3,3
C. melo 34 340	2,2	2,0	3,0	2,8
Turkestan	2,2	2,2	1,8	3,5
New-Yorker	2,7	3,0	4,7	3,0
C. melo 1 RM	3,8	3,8	2,4	3,3
Cranshaw	4,0	3,2	1,8	3,3
C. melo G	4,6	4,6	3,4	3,1
Valenciano temprano	5,0	4,0	3,0	4,0

et les symptômes sur racines. Il est, par contre, plus difficile d'associer aux plaques liégeuses des racines, des symptômes particuliers du feuillage : en règle générale, les plantes aux racines liégeuses ont un feuillage qui jaunit et se nécrose plus à la période de maturation des fruits que celui des plantes aux racines saines.

Il est intéressant de noter sur le tableau 2 la relation existant entre l'origine géographique des cultivars et leur sensibilité à la maladie des racines liégeuses : tous les cultivars originaires du Moyen-Orient, cultivars à gros fruits, adaptés à une culture de plein été, sont extrêmement sensibles ; les deux cultivars de serre européens *Doublon* et *Ogen* sont, par contre, résistants.

TABLEAU 2

Notations effectuées en 1967

Cultivars	Origine	Liège sur racine	Liège sur collet	Fin de récolte		
				vigueur	jaunissement	nécrose
Ogen	Europe	0,4	0,5	3,6	0,2	0
Doublon	Europe	0,4	0,9	4,2	1,0	0,1
Kanro Makuwa	Extrême-Orient	0,5	0,2	4,6	0,1	0,3
Shirokawa Nashi M.	—	0,5	0,6	4,0	0,6	1,0
Ginsen Makuwa	—	0,6	0,8	4,8	0,4	0,4
Ogon nº 9	—	0,8	0,5	3,8	1,7	1,3
Kogane 9 go M.	—	0,9	1,2	4,8	1,0	1,0
Nayata Kim M.	—	1,1	0,6	4,2	2,0	2,4
Kogane Sennari M.	—	1,1	1,0	4,0	1,6	2,2
Campo	U. S. A.	1,2	1,2	3,6	0,6	2,0
Nanbukin	Extrême-Orient	1,2	1,6	3,6	1,9	2,0
VA 435	U. S. A.	1,3	1,0	4,6	0,4	0,2
Kogane Nashi M.	Extrême-Orient	1,5	1,2	4,4	1,1	2,8
PMR 6	U. S. A.	2,8	2,1	3,8	0	4,0
Valenciano temprano	Espagne	3,6	4,0	3,1	3,8	2,2
C. melo A	Iran	4,2	4,2	3,8	2,8	3,8
Khorassan	—	4,2	4,2	3,8	3,8	2,6
C. melo 2. R. K.	—	4,2	4,6	2,6	3,6	3,0
Evankey	—	4,4	4,2	3,6	3,0	0,1
C. melo 1. M.	—	4,4	4,6	3,2	3,0	3,6
C. melo 1. I.	—	4,6	4,6	3,4	4,0	3,8
C. melo G.	—	4,7	4,6	3,0	4,2	3,4
C. melo 3. R. G.	—	4,8	4,0	3,2	3,6	2,7
C. melo B	—	5,0	4,5	1,4		5,0
C. melo C	—	5,0	5,0	3,2	4,5	5,0

IDENTIFICATION DE L'AGENT PATHOGÈNE

Des isolements ont été réalisés à partir des racines liégeuses et l'agent causal a été déterminé comme étant la forme stérile du *Pyrenochaeta* sp. champignon responsable de la maladie des racines liégeuses de la Tomate (GERLACH et SCHNEIDER, 1966).

Il s'agit d'un champignon à mycélium cloisonné, stérile, incolore, gris ou noir, qui se conserve dans le sol d'une année à l'autre à l'état de sclérotes sur les débris racinaires. Il a une croissance particulièrement lente, plus importante à 25°C qu'à

18°C. Sur le milieu de culture employé couramment à la Station de Pathologie végétale de Montfavet (milieu synthétique « S » de MESSIAEN et LAFON, 1965) le diamètre des colonies s'accroît de 20 à 30 mm par semaine.

Ce *Pyrenochaeta* est différent de *P. terrestris*, agent de la maladie des racines roses des *Allium* sp. et champignon isolé sur les racines de nombreuses plantes, notamment Melon et Concombre (WALKER, 1952 ; CHUPP, 1960). *P. terrestris*, contrairement au *Pyrenochaeta* sp. provoquant la maladie des racines liégeuses, produit en culture un pigment carmin très intense, sa virulence est maximum à la température de 28°C, alors que la maladie des racines liégeuses sévit surtout lorsque la température du sol est inférieure à 20°C.

Pour vérifier qu'il s'agissait bien du champingon responsable de la maladie des racines liégeuses de la Tomate, nous avons inoculé des tomates *Saint-Pierre* avec 9 souches de champignons :

— 6 provenaient de racines de tomates :

n° 1 souche fournie par M. TERMOHLEN. Pays-Bas, 1960.
n° 2 souche très sclérotique isolée à Rochefort-du-Gard, 1960.
n° 3 souche blanche isolée à Rochefort-du-Gard, 1960.
n° 4 souche isolée à Montfavet, Station d'Amélioration des Plantes, 1963.
n° 5 souche isolée à Montfavet, Station d'Amélioration des Plantes, 1965.
n° 6 souche fournie par M. DAVET, Liban, 1966.

— 3 provenaient de racines de melons :

n° 7 souche isolée sur *Ogen*, Station d'Amélioration des Plantes, 1966.
n° 8 souche mycélium noir, isolée sur *Cranshaw*, Station d'Amélioration des Plantes, 1966.
n° 9 souche mycélium blanc, isolée sur *Cranshaw*, Station d'Amélioration des Plantes, 1966.

Deux essais ont été réalisés dans les conditions suivantes :

— *Essai* 1.

60 plantules inoculées par souche, à raison de 10 par pot de 500 cm³.
Semis direct en milieu contaminé : 4/5 vermiculite + 1/5 inoculum (1).

— *Essai* 2.

20 plantules inoculées par souche à raison de 2 par pots de 500 cm³.
Semis direct en vermiculite saine.

Repiquage en milieu contaminé comme dans l'essai 1, après avoir trempé les plantules dans une culture agitée du champignon sur milieu synthétique « S » de MESSIAEN et LAFON, sans gélose, culture âgée de 8 jours. Les deux essais ont été réalisés dans une pièce climatisée à 18°C. Les plantules âgées d'un mois environ ont été arrachées et notées de la façon suivante :

0 = racine saine,
1 = trace nécrotique sur pivot,
2 = attaque plus marquée,
3 = attaque forte,
4 = pivot entièrement nécrosé.

La note est ensuite convertie en une notation de 0 à 100, 0 correspondant à une attaque nulle, 100 à une attaque très grave.

(1) Inoculum : on ensemence des fioles stérilisées contenant de la vermiculite imbibée d'un jus de divers légumes analogue au milieu « *V8* » des auteurs anglo-saxons. Le champignon colonise le contenu de la fiole en 25 à 30 jours. Ce milieu est alors lavé à l'eau courante pendant une heure pour éliminer toute particule nutritive.

Les résultats obtenus sont reportés dans le tableau 3. Nous voyons que les souches isolées sur Melon induisent les symptômes de la maladie des racines liégeuses sur Tomate et sont dans l'ensemble très virulentes.

TABLEAU 3

Note de sensibilité de tomate Saint-Pierre *à diverses souches de* Pyrenochaeta sp. *en infection artificielle*

Souche	Essai I	Essai II
1	83,2	78,8
2	38,1	55
3	44,0	31,3
4	99,6	90
5	69,4	63,8
6	45,3	25
7	97,5	93,8
8	92,5	63,8
9	70,8	81,3
Témoin non inoculé	0,4	0

CONCLUSION

Les essais réalisés ont montré que la sensibilité au *Pyrenochaeta* sp. agent de la maladie des racines liégeuses de la Tomate existe chez l'espèce *Cucumis melo* L. De très grandes différences de sensibilité sont observées entre cultivars. Les deux cultivars cultivés sous serre en Europe et testés : *Ogen* et *Doublon* sont résistants ce qui explique peut-être pourquoi cette maladie n'avait pas été mise en évidence jusqu'ici.

Reçu pour publication en octobre 1967.

SUMMARY

SUSCEPTIBILITY OF SEVERAL MELON CULTIVARS (CUCUMIS MELO L.) TO PYRENOCHAETA SP. THE AGENT OF CORKY ROOT DISEASE IN TOMATO

In a greenhouse infected with the pathogen causing Corky root disease in tomato, roots of some melon cultivars (*Cucumis melo* L.) have shown more or less important corky areas. Strains of *Pyrenochaeta* sp. were isolates from the corky roots and they were found to infect tomato roots when artificially inoculated.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHUPP C., SHERF A. F., 1960. *Vegetable diseases and their control.* p. 397. The Ronald Press Company, N. Y.

GERLACH W., SCHNEIDER Roswitha, 1966. Infektionversuche mit *Pyrenochaeta terrestris* und der Kurkwurzel *Pyrenochaeta* am Tomate und Küchenzwiebel. *Phytopathol. Z.* **56** (1), 19-24.

MESSIAEN C. M., LAFON R., 1965. *Les maladies des plantes maraîchères,* tome 2, I. N. R. A. Paris, 331 p.

TERMOHLEN G. P., 1962. Onderzoekingen over kurkswortel bij tomaat en over de kurkwortelschimmel *T. Planteziek., Jaarg,* **68**, 6, 295-365.

WALKER J. C., 1952. *Diseases of vegetables crops.* p. 248 Mc. Grow. Hill book company. N. Y.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (1), 81-84.

NOTE TECHNIQUE

UTILISATION DU FROID COMME AGENT PRÉFIXATEUR POUR LES COMPTAGES CHROMOSOMIQUES SUR APEX RADICULAIRES DE TRÈFLES VIOLETS AUTOTÉTRAPLOÏDES

D. MAIZONNIER

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Centre-Est, 21 - Dijon
Institut national de la Recherche agronomique

Dans la création de trèfles violets autotétraploïdes deux types de problèmes techniques se posent aux cytologistes :

— pouvoir différencier rapidement les plantes tétraploïdes des diploïdes : aucun caractère morphologique ne permet de les distinguer avec certitude ;

— pouvoir déterminer par des comptages à l'unité près les individus aneuploïdes que renferme généralement une population de plantes autotétraploïdes.

Dans les deux cas, il faut une méthode rapide et fidèle permettant l'examen des séries nécessaires à une exploitation statistique des résultats. L'examen de métaphases mitotiques sur méristèmes radiculaires, matériel facile à se procurer, donne en général de bons résultats mais jusqu'alors aucune des méthodes préconisées ne semblait s'adapter valablement au Trèfle violet. Nous sommes parvenu à l'aide du froid à établir une technique donnant des résultats encourageants.

Lorsqu'on veut observer et compter des chromosomes en mitose, il faut obtenir le maximum de métaphases avec le minimum de chevauchements entre les chromosomes. On obtient généralement un tel effet en faisant agir comme préfixateur divers agents chimiques tels que la colchicine, l'α-bromonaphtalène, l'hydroxyquinoléine ou autres... Aucun de ces produits ne donne satisfaction en ce qui concerne le Trèfle violet. La colchicine ne donne pas l'effet souhaité assez rapidement pour éviter le risque de C-anaphase. Son emploi est donc dangereux lorsqu'il s'agit de trier des plantes tétraploïdes et diploïdes. Bien qu'étant certainement le plus constant et le plus universel des agents préfixateurs, l'α-bromonaphtalène ne nous a pas donné

satisfaction en ce qui concerne le Trèfle violet. Quant à l'hydroxyquinoléine, son emploi nécessite des conditions de température assez étroites (12°C à 16°C) et assez difficiles à réaliser. Les laboratoires suédois qui travaillent sur le Trèfle utilisent ce produit à 15°C. Dans ces conditions optimales les résultats restent inconstants et il faut effectuer un grand nombre d'écrasements avant de trouver des métaphases observables. Les prétraitements chimiques sont donc décevants à tel point qu'il semblait plus avantageux d'essayer de compter les chromosomes sur du matériel fixé sans prétraitement. Évidemment, dans ce cas, les métaphases étaient peu nombreuses et se présentaient le plus souvent en vue équatoriale.

Après fixation au Carnoy pendant environ 48 heures et passage à l'alcool-acétique (3-1) les chromosomes étaient observés à l'aide d'une coloration à l'orcéine acétique. Lorsqu'ils étaient bien dispersés dans la cellule, les chromosomes ne montraient pas les défauts classiques imputables à une mauvaise fixation mais ils restaient longs et flexueux (fig. 1). La coloration assez pâle manquait de contraste, l'orcéine colorant légèrement le cytoplasme.

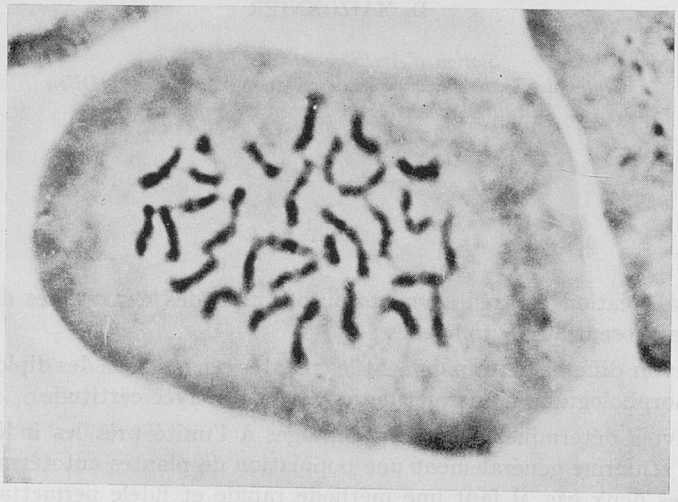


FIG. 1. — *Chromosomes observés sans prétraitement*

Un essai sur l'efficacité de cette méthode a été fait sur 100 plantes. Pour 26 d'entre elles il a été possible de déterminer le nombre chromosomique à l'unité près. Pour 41 plantes, un nombre voisin de 28 a été trouvé mais on ne pouvait dire si ces plantes étaient euploïdes ou aneuploïdes. Enfin dans 33 cas, il a été absolument impossible de trouver dans les méristèmes observés une seule métaphase comptable.

Une telle méthode ne pouvait permettre un travail efficace sur des effectifs importants, il fallait trouver un agent de préfixation.

Connaissant les effets du froid, qui, probablement par suite de modifications de viscosité au sein du cytoplasme, arrête momentanément les divisions en métaphase et contracte les chromosomes, nous l'avons utilisé comme prétraitement.

K. TSUNEWAKI et B. C. JENKINS (1960) ont utilisé 24 heures de froid à 0° comme prétraitement pour la recherche des aneuploïdes de Blé. Ces deux auteurs ont mis

en évidence que les cellules méristématiques en division ne réagissent pas de façon identique selon que les racines sont excisées ou non avant le traitement et que le maximum de plaques métaphasiques est observé dans des racines prélevées sur plantules en germination.

MECHTILD-ROMMEL (1961) a fait des comptages chromosomiques sur des plantules d'orge autotétraploïde ayant séjourné au froid (0°C à 2°C) pendant 36 heures.

Contrairement aux observations faites par K. TSUNEWAKI et B.-C. JENKINS, (1960), il est à remarquer que, chez le Trèfle, les racines séminales donnent des résultats moins bons que les racines des plantes ayant atteint une certaine taille (stade jeune rosette). En effet, les cellules des racines issues de graines sont souvent chargées de réserves ce qui gêne l'observation des chromosomes. Le refroidissement des racines d'une plante adulte nécessiterait beaucoup de place puisqu'il faudrait mettre le pot contenant la plante dans un réfrigérateur. Nous avons donc mis au froid une boîte de Petri contenant une épaisseur de coton cellulosique recouvert de papier filtre portant les racines issues de plantes adultes, le tout abondamment imbibé d'eau distillée. En effet d'après A.-K. SHARMA, A. SHARMA (1965) le froid renforcerait l'action perturbatrice exercée sur le fuseau par l'eau distillée. Un système de quadrillage exécuté sur le papier filtre permet d'isoler les racines de 16 plantes dans une seule boîte de Pétri de 11 cm de diamètre. Différents essais nous ont permis d'établir qu'un séjour de 6 heures entre 2°C et 4°C donne les meilleurs résultats lorsque les méristèmes ont une activité suffisante. Ce traitement au froid ne semble pas déformer les chromosomes dont l'image (fig. 2) est assez comparable à celle que certains auteurs obtiennent à l'aide de l'hydroxyquinoléine.

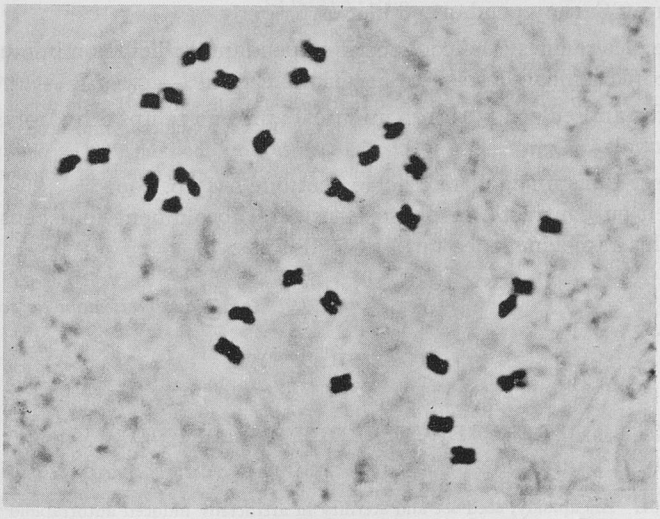


FIG. 2. — *Chromosomes prétraités au froid*

La fixation est faite au Carnoy ; la coloration au Feulgen en utilisant la pararosaniline doit être précédée d'un passage à l'alcool acétique. En effet, si le chloroforme contenu dans le Carnoy permet de dissoudre certaines inclusions cytoplasmiques, sa présence semble nuire à la coloration. De plus, le matériel fixé se conserve

plus longtemps, à très basse température (— 10°C à — 15°C), dans l'alcool acétique que dans le liquide de Carnoy.

L'amélioration apportée par cette technique est intéressante. En effet, sur 100 plantes étudiées, il a été possible de déterminer le nombre chromosomique à l'unité près pour 88 d'entre elles. Il a fallu refaire un prélèvement de racines pour les 12 autres.

Une série de comptages dont le but était de différencier di- et tétraploïdes a porté sur 275 germinations. L'impossibilité de se prononcer sur le niveau de ploïdie n'a porté que sur les racines de 20 plantules ce qui donne un pourcentage d'échec un peu supérieur à 7 p. 100. Nous avons donc une amélioration de plus de 25 p. 100 en ce qui concerne le tri grossier entre di- et tétraploïdes et de plus de 50 p. 100 pour la détermination exacte du nombre chromosomique.

L'utilisation de cette méthode permet à deux techniciens entraînés de déterminer le nombre chromosomique précis d'une douzaine de plantes par jour et lorsqu'il s'agit d'un simple tri entre di- et tétraploïdes d'examiner une soixantaine de plantes.

RÉSUMÉ DE LA MÉTHODE

1° Prélever des racines de 0,5 à 2 cm de longueur.

2° Mettre les racines au froid pendant 6 heures entre 2°C et 4°C en atmosphère saturée d'eau distillée.

3° Fixer au Carnoy pendant 48 heures.

4° Passer les racines à l'alcool acétique pendant 24 heures minimum ; les résultats sont encore meilleurs après conservation au froid (— 10°C à — 15°C).

5° Colorer au Feulgen (30 à 120 minutes) après un temps d'hydrolyse de 8 mn 30 dans HCl normal.

6° Écraser dans une goutte d'acide acétique à 45 p. 100.

L'examen en contraste de phase, sans être absolument indispensable, permet de trouver plus rapidement les mitoses utilisables.

Reçu pour publication en octobre 1967.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ROMMEL M., 1961. Aneuploidy, seed set and sterility in artificially induced autotraploid *Hordeum vulgare* L. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **3**, 272-282.

SHARMA A. K., SHARMA A., 1965. *Chromosome techniques. Theory and practice.* p. 27. Butterworths. London.

TSUNEWAKI K., JENKINS B. C., 1960. A comparative study of various methods of root tip preparation in screening wheat aneuploids. *Cytologia*, **25**, 373-380.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (1), 85-91.

NOTE TECHNIQUE

MÉTHODE PERMETTANT L'OBTENTION DE PLANTES VIABLES A PARTIR D'EMBRYONS DE VARIÉTÉS TRÈS PRÉCOCES CHEZ LE PÊCHER

R. MONET

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Chez les Pêcher, les noyaux des variétés très précoces renferment des embryons dont le développement est incomplet. Il en résulte une quasi impossibilité d'obtenir des descendants issus de leurs semis ce qui, de toute évidence, est un grave obstacle pour le sélectionneur.

Nous exposons ici une méthode qui, associant les résultats d'une observation fortuite à des techniques classiques, permet l'obtention de descendants viables de ces variétés.

INTRODUCTION

Chez le Pêcher, le développement des embryons est d'autant plus incomplet que la variété est précoce. Par exemple, si un embryon normal, provenant d'une variété tardive comme *Elberta*, mesure 16 à 20 mm à maturité du fruit celui d'une variété très précoce comme *May Flower* ne mesurera que 1 ou 2 mm.

Dans le cas de *May Flower*, il n'est pas possible d'obtenir des plants à partir d'embryons aussi avortés.

Très tôt, divers chercheurs ont essayé de trouver une solution à ce problème, solution sans laquelle l'amélioration des variétés très précoces était difficilement concevable.

Deux voies s'offraient à eux :

— cultiver les embryons des variétés très précoces sur milieu nutritif artificiel, de façon à parachever leur développement *in vitro* ;

— soumettre l'arbre à des conditions telles que le développement des embryons soit favorisé.

Ces deux orientations ont été inégalement exploitées. C'est, en effet, la culture artificielle des embryons qui, par ses analogies avec celle des tissus végétaux, a suscité les travaux les plus nombreux.

Tukey (1933) peut être considéré comme un précurseur : cultivant des embryons de *Prunus Avium* sur milieu artificiel, il précise cette technique et met en relief l'intérêt qu'elle peut avoir en sélection.

Davidson (1933) aborde la culture d'embryons « non viables » chez le *Pêcher* mais il échoue avec les variétés très précoces comme *Greensboro*, *May Flower* et *Early Wheeler*.

Van Overbeek, Conklin et Blakeslee (1941) constatent l'effet stimulant du lait de coco sur la croissance d'embryons prématurés de *Datura*.

Lesley et Bonner (1952) se référant aux travaux précédents, cultivent des embryons de *May Flower* sur milieu avec lait de coco. Cette tentative se solde par un échec. « Coconut milk, which was found to be effective in *Datura* embryo culture by Van Overbeek did not have any clear effect on the embryos of *May Flower* peach ».

Theobald et Hough (1960) essaient de préciser à quel moment l'embryon doit être prélevé et mis en culture pour qu'il ait les meilleures chances de survivre.

Zagaja, Hough et Bailey (1960) ont comparé les teneurs en acides aminés d'embryons prématurés et d'embryons normaux afin d'améliorer les milieux de culture.

Telles sont les principales recherches sur la culture artificielle d'embryons chez le Pêcher.

En ce qui concerne la seconde orientation, la bibliographie ne mentionne aucune tentative susceptible de guider de nouvelles recherches.

C'est donc sur ces données que nous avons entrepris notre étude dès 1963 ; la méthode que nous exposerons ici résulte d'une association des deux voies mentionnées initialement.

MÉTHODES ET RÉSULTATS

A — *Culture aseptique d'embryons prématurés en présence de lait de coco.*

La méthode de culture aseptique que nous avons utilisée s'inspire des techniques de culture des tissus végétaux mises au point par Gautheret (1959).

Le milieu nutritif de base (MB) que nous préconisons est ainsi constitué :

— macroéléments de Knop (dilués de moitié) ;
— microéléments d'Heller ;
— gélose Merck 8 grammes/litre ;
— saccharose 20 grammes/litre.

Le pH est ajusté à 5,8 par quelques gouttes de NaOH N. Après ébullition, le milieu est versé dans des flacons dits de « Kola » qui sont autoclavés à 110° pendant 30 minutes.

Les amandes prélevées dès la maturité du fruit sont stérilisées à l'hypochlorite de calcium (8 grammes d'hypochlorite à 110° pour 100 ml d'eau) pendant 15 minutes.

L'embryon est alors excisé de ses téguments dans une ambiance aseptique (fig. 1).

A l'aide de deux paires de pinces brucelles, les téguments sont décortiqués ; l'embryon ainsi mis à nu est immédiatement porté dans le flacon de culture.

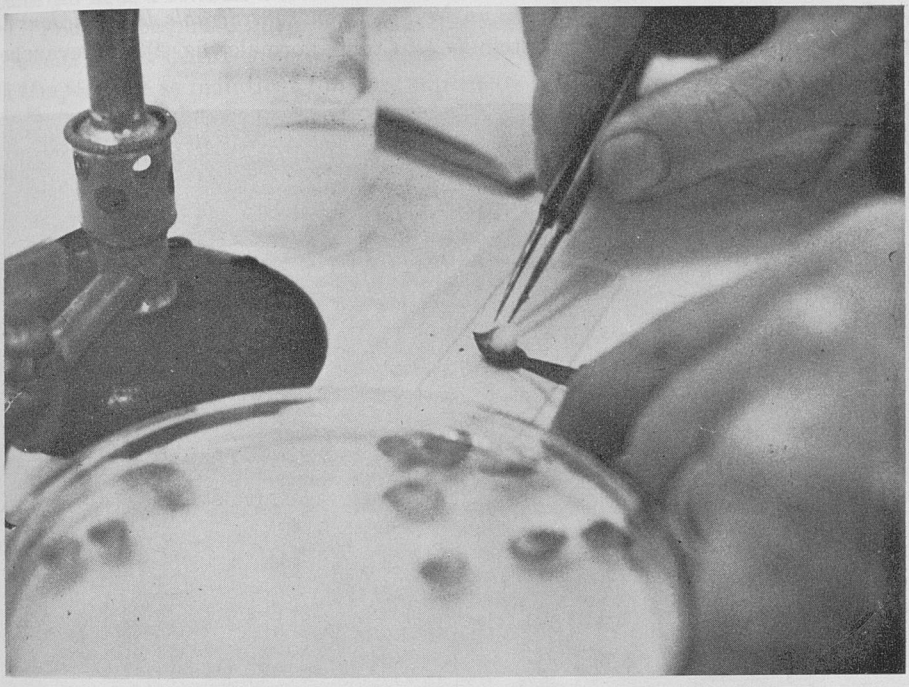


FIG. 1. — *Les embryons sont excisés de leurs téguments (au premier plan, embryons dans leur bain d'hypochlorite).*

Le MB tel que nous l'avons décrit ne permet pas la germination des embryons de variétés précoces et *a fortiori* très précoces ; il doit être considéré comme un substrat.

Nous avons essayé d'utiliser à nouveau des substances biologiques complexes et plus particulièrement le lait de coco.

L'utilisation du lait de coco présente quelques difficultés ; en effet, stérilisé avec le MB, il perd toute son activité ou provoque quelquefois une prolifération anarchique de l'embryon. Il faut donc utiliser un lait prélevé aseptiquement ou filtré aseptiquement.

Nous opérons ainsi : les pores de la noix de coco (du commerce) sont stérilisés par flambage à l'alcool. A l'aide d'une aiguille hypodermique et d'une seringue, nous pratiquons une ponction aseptique à travers le pore germinatif de la noix. Le lait ainsi recueilli est déposé en surface du MB toujours en ambiance aseptique (2 à 3 ml de lait sont suffisants). Les flacons seront incubés 48 heures à 30° afin d'éliminer les infections puis ensemencés avec les embryons.

Quelle est l'action du lait de coco sur des embryons avortés ?

Les conclusions de LESLEY et BONNER étaient exactes pour les embryons de variétés très précoces, telle *May Flower* ; le lait de coco ne semble pas permettre le

développement d'embryons dont la longueur ne dépasse pas 5 mm. Cette inefficacité cesse cependant pour des embryons dont le développement est supérieur ou égal à 5 mm ce qui est le cas chez les variétés de précocité égale ou supérieure à *Cardinal* ou *Dixired* (maturité 18 à 20 jours après *May Flower*).

Dans ce cas, le lait de coco provoque un développement considérable des cotylédons de l'embryon qui peuvent finalement atteindre leur taille normale (fig. 2). En revanche,

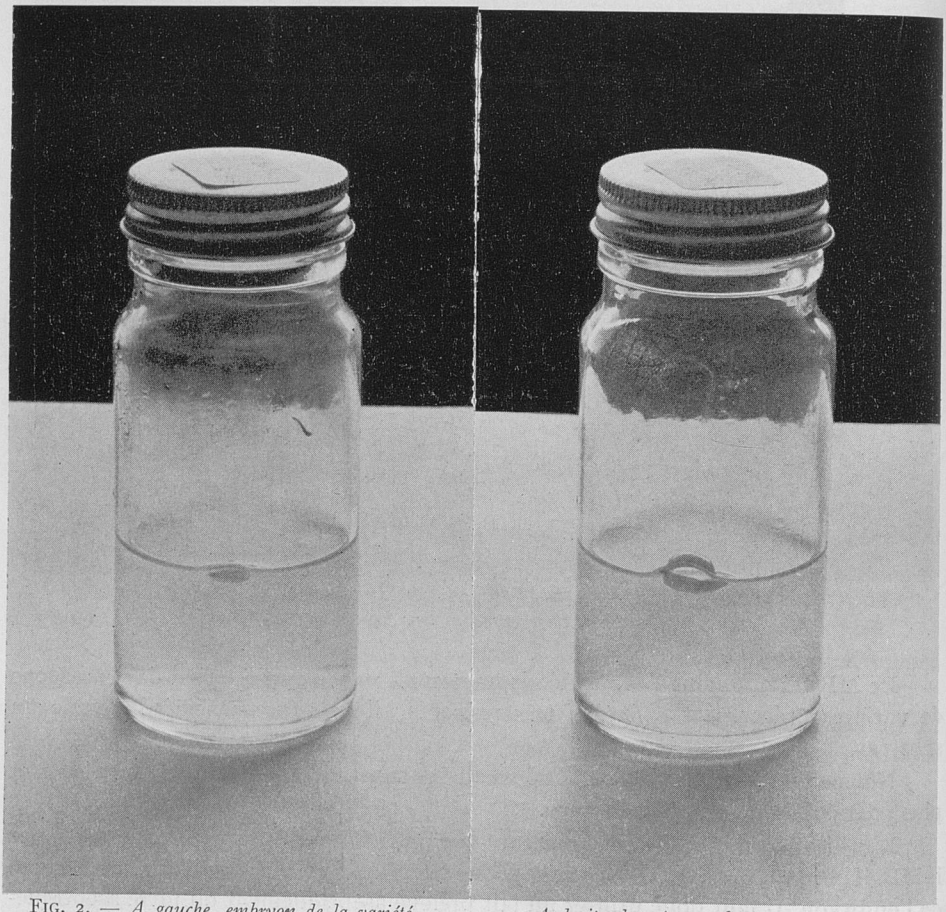


FIG. 2. — *A gauche, embryon de la variété* Cardinal *immergé dans le lait de coco. A droite, le même embryon* 10 *jours après.*

Remarquer la dissymétrie des cotylédons.
Le cotylédon en contact avec le lait de coco présente le développement maximum.

il inhibe la croissance de la radicule et de la gemmule. Pour obtenir celle-ci, il suffit de repiquer l'embryon ayant atteint son développement optimum sur un terreau stérilisé.

Cette méthode devait nous permettre d'obtenir dès 1964 les premiers descendants issus d'autofécondations de la variété *Cardinal*.

B — *Effet des températures tièdes sur la croissance des embryons* in situ.

L'utilisation du lait de coco ne nous permettait pas d'obtenir des plantes viables à partir d'embryons immatures de variétés très précoces ; c'est une observation fortuite qui nous a conduit à trouver la solution de ce problème.

Pour les besoins d'une étude autre que celle qui nous préoccupe, nous avons été conduits à faire fleurir en serre des arbres de la variété *May Flower*. Dans cette serre, la température se maintient toujours supérieure à 16°. Nous avons obtenu des fruits sur ces arbres qui, à notre grande surprise, possédaient des embryons dont le développement était bien supérieur à celui qu'ils présentent sur des arbres placés à l'extérieur.

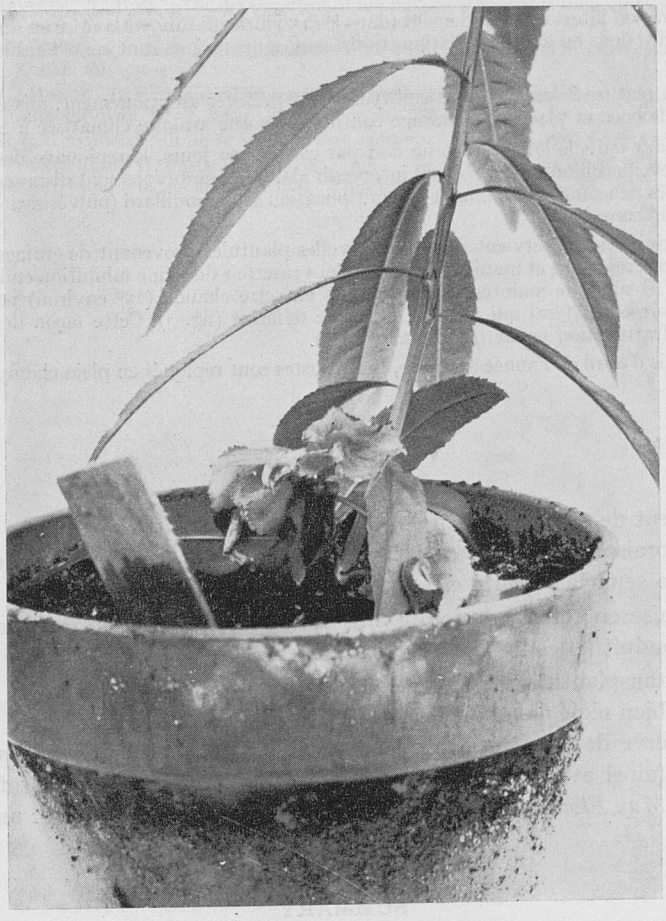


FIG. 3. — *Un bourgeon latéral s'est développé sur la plantule en rosette*

Il semble donc que l'on puisse attribuer le développement insuffisant des embryons des variétés très précoces aux températures basses qui sévissent naturellement pendant la première phase du développement du fruit. (On peut penser que la lenteur de formation de l'albumen qui en résulte se répercute sur le développement de l'embryon).

Dès lors, combinant l'effet des températures tièdes et l'action du lait de coco, nous avons pu obtenir des descendants par autofécondation de variétés très précoces et des hybrides entre variétés très précoces. C'est l'ensemble de cette méthode que nous allons décrire maintenant.

C — *Méthode combinant les effets des températures tièdes et l'action du lait de coco.*

1°. Des scions de variétés très précoces, choisies comme géniteurs, sont *cultivés* en bacs (0,40 × 0,40 × 0,40 m) au cours d'un cycle végétatif.

2°. Au mois de février, alors que la dormance est levée, ces arbres sont transportés en serre chaude où ils seront maintenus jusqu'à maturation de leurs fruits (pendant ce séjour, la température ne devra pas s'abaisser au-dessous de 15° un éclairage d'appoint est souhaitable).

3°. La floraison intervient rapidement (dans les 15 jours qui suivent la mise en serre). On procède alors aux hybridations ou autofécondations désirées. Ces opérations sont considérablement facilitées à l'intérieur.

4°. Dès la maturité des fruits, les embryons sont prélevés aseptiquement, mis en culture sur le MB avec lait de coco et placés en éclairage continu dans une armoire climatisée à 27°.

5°. Le séjour dans le lait de coco ne doit pas excéder 20 jours, le repiquage des embryons non germés mais devenus chlorophylliens peut intervenir alors. Les embryons sont disposés sur un terreau stérilisé et placés dans un compartiment de multiplication sous brouillard (pulvérisation d'eau assurée par un jet d'air comprimé).

6°. La germination intervient mais les nouvelles plantules provenant de graines non stratifiées vont arrêter leur croissance et manifester un port en « rosette » dû à une inhibition endogène du bourgeon terminal. Il suffit de maintenir ces plantules en serre chaude (25° environ) pour observer le départ d'un bourgeon latéral qui donnera l'arbuste définitif (fig. 3). Cette façon de procéder rend inutile toute stratification froide (LAMMERTS, 1943).

7°. Au mois d'avril de l'année suivante, ces arbustes sont repiqués en plein champ.

CONCLUSION

Il convient de souligner les points les plus délicats de la méthode.

— La floraison des arbustes doit se faire à une température n'excédant pas 20° ; au-delà de ce seuil la fertilité est considérablement amoindrie.

— La mise en culture des embryons est une méthode aseptique, la plus petite négligence conduit à des taux d'infection élevés.

— La transplantation sur terreau est une phase critique pour la plantule, un dispositif bien réglé de multiplication sous brouillard est souhaitable.

Sous réserve de bien respecter ces quelques précautions, les résultats sont très satisfaisants (ainsi avons-nous pu obtenir des plants provenant d'autofécondations de la variété *May Flower* et des hybrides *May Flower* × *Dixired* avec un rendement de 30 p. 100).

SUMMARY

A METHOD FOR OBTAINING VIABLE PLANTS FROM THE EMBRYOS OF VERY EARLY VARIETIES OF PEACH

A method for obtaining peach plants taken from very early varieties is described. A prerequisite for good development of embryos is prevention of the temperature falling below 15°C during fruit formation. Embryos formed under these conditions and subsequently cultivated on an aseptic

medium contanining coconut milk achieve growth. Germination is carried out on a sterilized mould in a mist propagation chamber. If the young germinating plants are maintained under glass (25°C) a lateral branch develops without apical inhibition being broken by stratification.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DAVIDSON O. W.,1933. The germination of « non viable » peach seeds. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **30**, 129-132.

GAUTHERET R. J., 1959. *La culture des tissus végétaux.* 863 p., Librairie Masson, Paris.

LAMMERTS W. E., 1943. Effect of photoperiod and temperature on growth of embryo cultured peach seedlings. *Amer. J. Bot.*, **30**, 707-711.

LESLEY J. W., BONNER J., 1952. The development of normal peach seedlings from seeds of early maturing varieties. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **60**, 238-242.

VAN OVERBEEK J., CONKLIN Marie E, BLAKESLEE A. F., 1941. Cultivation in vitro of small *Datura* embryos. *Amer. J. Bot.*, **29**, 472-477.

THEOBALD W. L., HOUGH L. F., 1960. The relationship between stage of peach embryo development and seedling growth and survival. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **75**, 163-170.

TUKEY H. B., 1933. Artificial culture of sweet cherry embryos. *J. Hered.*, **24**, 7-12.

ZAGAJA S. W., HOUGH L. F., H. BAILEY Catherine, 1960. Survey of amino-acids in acid-hydrolysates from embryos of early and late ripening peaches. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **75**, 181-187.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviation ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : DUPONT et DUVAL (1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la World List of Scientific Periodicals, où le Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in » le titre de l'ouvrage.

La mention de « communication personnelle » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit.

Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée, et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles (France). On demande deux exemplaires.

Le Directeur-Gérant : M. L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 2-1968.

Dépôt légal : 1e trimestre 1968. N° d'impression : 1654.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 18 1968 NUMÉRO 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des
auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des sommaires et résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (2), 99-124.

ÉTUDE THÉORIQUE ET COMPARÉE DE LA VIGUEUR DE DIFFÉRENTES STRUCTURES VARIÉTALES CHEZ LES PLANTES ALLOGAMES AUTOTÉTRAPLOÏDES

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

A l'aide d'un modèle simplifié de décomposition de la valeur génotypique en fonction des interactions alléliques, l'expression théorique de la vigueur est calculée pour différents types de variétés possibles chez les plantes allogames autotétraploïdes. Les structures, hybrides simples, hybrides doubles, multiplication des hybrides simples et des hybrides doubles, synthétiques et mélanges d'hybrides sont en particulier comparées au schéma classique variétés synthétiques.

INTRODUCTION

Chez les plantes allogames diploïdes, de nombreux résultats, en particulier sur le maïs, montrent une liaison statistique entre vigueur et hétérozygotie. De même, pour les espèces allogames autotétraploïdes, différents auteurs (Busbice, Demarly, Dudley, Guy, Wilsie ...) ont montré qu'il existe une corrélation entre le *degré d'hétérozygotie à un locus* et la vigueur.

Pour utiliser au maximum l'hétérosis, si cette liaison est assez précise, il faut élaborer la structure génotypique la plus hétérozygote possible tout en recherchant les allèles ou les associations d'allèles ayant la plus forte aptitude spécifique à la combinaison. Chez le maïs, par exemple, la sélection porte non seulement sur l'état d'un locus, homozygotie ou hétérozygotie, mais aussi sur la nature des allèles présents et sur leurs relations (dominance, épistasie) (Demarly, Gallais, 1967).

La biologie florale peut être une limite à l'utilisation de la vigueur hybride. L'im-

possibilité actuelle de contrôler l'hybridation pour de nombreuses plantes allogames fourragères, ne permet pas de produire à grande échelle, comme chez le maïs, la structure génotypique utilisant au mieux l'hétérosis ; plusieurs générations de multiplication sont nécessaires pour arriver à produire la semence commerciale. Il se pose alors le problème de la conservation de la vigueur.

Le but de cette étude est de montrer chez les autotétraploïdes l'influence de la multiplication panmictique de différentes structures génotypiques, sur l'évolution vigueur moyenne. La vigueur des variétés synthétiques, selon le nombre de constituants et leur coefficient de consanguinité, a déjà été étudiée (GALLAIS, 1967 *b* et 1968) ; aussi l'évolution au cours des générations de multiplication de la vigueur de structures hybrides, à base génétique plus ou moins étroite, sera comparée au schéma classique « variétés synthétiques ».

Pour cette étude, nous avons adopté le modèle simplifié de décomposition de la valeur génotypique présenté lors de l'étude des variétés synthétiques (GALLAIS, 1968). Les mêmes hypothèses seront faites, en particulier :

1. *Absence de sélection naturelle ou artificielle, au niveau gamétique comme au niveau zygotique*

La panmixie sera supposée parfaite au cours des générations de multiplication. Et, pour permettre la comparaison de différentes structures variétales, les parents seront supposés provenir sans sélection d'une même population consanguine, dérivant elle-même sans sélection d'une population panmictique en équilibre.

Cette hypothèse fondamentale a déjà été discutée (GALLAIS, 1967 *a* et *c*). Elle permet d'obtenir une espérance mathématique des résultats, et, à chaque *moyenne* calculée, il serait possible d'associer une *variance* qui renseignerait sur les possibilités de sélection ; mais cet aspect ne sera pas envisagé dans cette étude.

Si la comparaison de différentes structures variétales n'était pas recherchée, les parents pourraient être quelconques, les interactions alléliques seraient considérées fixées par la sélection.

2. *Absence de linkage et d'épistasie*

Cette hypothèse n'est introduite que pour la simplicité des calculs et pourrait être levée (GALLAIS, 1967 *a*).

Le paramètre de méiose pseudo-réductionnelle (DEMARLY, 1963) sera pris égal à zéro.

Les fréquences des allèles présents à un locus peuvent être quelconques.

I. — MOYENNES DES HYBRIDES

Dans cette étude, nous appellerons hybride le résultat du croisement de deux plantes. Ainsi un *hybride simple* sera le résultat du croisement de deux plantes issues d'une population consanguine. Un *hybride double* sera le résultat du croisement de deux plantes hybrides simples.

Les deux plantes croisées entre elles seront supposées avoir le même *coefficient de*

consanguinité, bien que pour la généralité des calculs cette hypothèse pourrait être levée sans difficulté : le raisonnement serait le même.

Considérons alors une population consanguine, caractérisée par son coefficient de consanguinité F. Sa moyenne a pour expression (GALLAIS, 1967 *c*) :

$$\mu_{I_n} = E(\pi_{rr}) = \mu + F6E(\beta_{ii}) + (P_0 + 1/4\,P_1)\,4E(\gamma_{iii}) + P_0E(\delta_{iiii}) + P_0E(\delta_{iijj}) \quad (1)$$

où μ représente la moyenne de la population panmictique théorique.
$E(\beta_{ii})$, $E(\gamma_{iii})$, $E(\delta_{iiii})$, $E(\delta_{iijj})$ représentent la moyenne des interactions susceptibles d'exister entre allèles identiques.

P_0, P_1 et P_1 correspondent aux probabilités des situations d'identité définies par J. BOUFFETTE (1966) qui sont rappelées dans le tableau 1.

TABLEAU I

Les situations d'identité à un locus chez un autotétraploïde

Situation d'identité	Probabilité
$i \equiv j \equiv k \equiv l$	P_0
$i \equiv j \equiv k\ ,\ l$	P_1
$i \equiv j\ ,\ k \equiv l$	P_2
$i \equiv j\ ,\ k\ ,\ l$	P_3
$i\ ,\ j\ ,\ k\ ,\ l$	P_4

Pour simplifier l'écriture des paramètres relatifs aux interactions alléliques nous poserons :

$E(\beta_{ii}) = E_0(D)$ moyenne des interactions entre 2 allèles identiques
$E(\gamma_{iii}) = E_0(T)$ moyenne des interactions entre 3 allèles identiques
$E(\delta_{iiii}) = E_0(Q)$ moyenne des interactions entre 4 allèles identiques
$E(\delta_{iijj}) = E_2(Q)$ moyenne des interactions entre 4 allèles identiques 2 à 2

La valeur moyenne de la population consanguine s'écrit alors :

$$\mu_{I_n} = \mu + F6E_0(D) + (P_0 + 1/4\,P_1)4\,E_0(T) + P_0E_0(Q) + P_2E_2(Q) \quad (2)$$

Lorsque deux individus sont pris au hasard dans cette population supposée illimitée, et croisés entre eux la moyenne de tous les croisements possibles, représente la moyenne de la première génération de multiplication en panmixie de cette population consanguine.

En effet, avec N individus, la fréquence des croisements entre deux individus différents P_r et P_s est de $(1 - \frac{1}{N})$. Or, puisque le nombre d'individus est grand, la fréquence des croisements tend vers l'unité en même temps que la fréquence des autofécondations dues au hasard tend vers zéro.

Il en résulte que la moyenne de tous les *hybrides simples* possibles représente la moyenne de la première génération de multiplication en panmixie de la population consanguine de départ. D'où d'après GALLAIS (1967).

$$\mu_{(HS)_0} = \mu + 1/3\ F6E_0(D) + F^2E_2(Q) \qquad (3)$$

De même dans cette population d'hybrides simples, si nous prenons au hasard et croisons entre elles deux plantes, l'hybride ainsi obtenu résulte de l'association au hasard de deux gamètes issus de deux plantes hybrides simples : c'est un *hybride double*. La moyenne de tous les hybrides doubles possibles est donc représentée par la moyenne de la population résultant de la multiplication panmictique de la population illimitée des hybrides simples, c'est-à-dire par la moyenne de la deuxième génération de multiplication en panmixie de la population consanguine de départ, d'où d'après les résultats antérieurs :

$$\mu_{(HD)_0} = \mu + 1/3\ F'6E_0(D) + F'^2E_0(Q) \qquad (4)$$

avec $F' = 1/3\ F$ (GALLAIS, 1967 *c*).

Les valeurs des interactions alléliques $E_0(D)$ et $E_2(Q)$ restant les mêmes et étant considérées négatives (GALLAIS, 1967 *c*), la moyenne des hybrides doubles $\mu_{(HD)_0}$ est donc supérieure à la moyenne des hybrides simples F_1, et entre ces deux moyennes existe la relation :

$$\mu_{(HD)_0} - \mu_{(HS)_0} = -2/9\ F\ 6E_0(D) - 8/9\ F^2E_2(Q)$$

Cette différence n'est pas une fonction directe du coefficient de consanguinité F ; elle fait intervenir certaines interactions alléliques, bien qu'au point de vue de la génétique des populations, la seule différence entre les hybrides simples et les hybrides doubles soit une différence dans le niveau de consanguinité.

Les interactions entre plus de deux allèles ne font qu'augmenter la différence entre hybrides simples et hybrides doubles : elles accentuent l'effet de la consanguinité caractérisée seulement par les relations entre deux allèles. *Si le coefficient de consanguinité de départ est faible,* leur influence sur la vigueur peut être négligeable devant celle des relations entre deux allèles. En négligeant les relations entre plus de deux allèles, nous pouvons écrire des relations plus simples pour les valeurs attendues des hybrides simples et des hybrides doubles.

$$\mu_{(HS)_0} = \mu + 1/3\ F\ 6\ E_0(D)$$
$$\mu_{(HD)_0} = \mu + 1/9\ F\ 6\ E_0(D).$$

II. — PASSAGE AUX GÉNÉRATIONS ULTÉRIEURES

L'étude du passage de la génération hybride aux autres générations par multiplication panmictique peut se faire sans distinguer les deux structures, hybrides simples ou hybrides doubles. Les deux structures sont réalisées de la même façon, et ne diffèrent que par leur coefficient de consanguinité.

1. *Moyenne de la première génération de multiplication*

Considérons deux plantes P*r* et P*s*, issues de la population consanguine pour l'hybride simple, ou de deux hybrides simples différents pour l'hybride double. Soit $\pi_{(rs)}$ l'ensemble des descendants de ce croisement. Le passage à la première génération de multiplication d'un hybride se fait par la reproduction au hasard des constituants de $\pi_{(rs)}$ qui sont en fait frères. *La première génération de multiplication correspond donc à une reproduction entre plantes sœurs*, si le nombre d'individus retenus est assez grand pour rendre négligeable la probabilité d'autofécondation. Dans cette génération, les probabilités des différentes situations d'identité seront celles de la première génération d'un croisement frère × sœur. Soient P_0'', P_1'', P_2'', P_3'', P et P_4'' ces probabilités, nous savons que :

$$F'' = P_0'' + 1/2\ P_1'' + 1/3\ P_2'' + 1/6\ P_3''$$

D'après GALLAIS (1967) puisqu'il n'y a pas eu sélection, la moyenne attendue de la première génération de multiplication de l'hybride aura pour expression :

$$\mu_{(H)1} = \mu + F''\ 6\ E_0(D) + (P_0'' + 1/4\ P_1'')\ 4\ E_0(T) + P_0''E_0(Q) + P_2''E_2(Q)$$

Pour apprécier la vigueur de l'hybride à cette génération de multiplication, il faudrait calculer : P_0'', P_1'', P_2 et F''. Pour simplifier le calcul de l'expression théorique de la vigueur, comme dans une étude précédente, nous supposerons, négligeables les relations entre plus de deux allèles. La valeur génotypique est alors décomposée de la façon suivante :

$$\begin{aligned}
y_{iiii} &= \mu + 4\,\alpha_i + 6\,\beta_{ii}\\
y_{iiij} &= \mu + 3\,\alpha_i + \alpha_j + 3\,\beta_{ii} + 3\,\beta_{ij}\\
y_{iijj} &= \mu + 2\,\alpha_i + 2\,\alpha_j + \beta_{ii} + \beta_{jj} + 4\,\beta_{ij}\\
y_{iijk} &= \mu + 2\,\alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \beta_{ii} + 2\,\beta_{ij} + 2\,\beta_{ik} + \beta_{jk}\\
y_{ijkl} &= \mu + \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + \beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl}
\end{aligned}$$

La vigueur se caractérise alors directement par le coefficient de consanguinité, nous pouvons écrire la moyenne d'un hybride à la première génération de multiplication :

$$\boxed{\mu_{(H)1} = \mu + F''\ 6\ E_0(D)} \qquad (5)$$

Le problème après cette simplification restrictive est donc dans le calcul de F''.

Calcul du coefficient de consanguinité F'' :

Soit un individu de structure quelconque à un locus (*ghij*), *g* et *h* provenant du père, *i* et *j* de la mère, son coefficient de consanguinité à la génération $(n + 1)$ est :

$$F_{n+1} = 1/6\ [Pr(g \equiv h) + Pr(g \equiv i) + Pr(g \equiv j) + Pr(h \equiv i) + Pr(h \equiv j) + Pr(i \equiv j)] \quad (6)$$

mais si les 2 parents appartiennent à la même génération :

$$\begin{aligned}
Pr(g \equiv h) &= Pr(i \equiv j) = F_n\\
Pr(g \equiv i) &= Pr(g \equiv j) = Pr(h \equiv i) = P_r(h \equiv j) = \varphi_n
\end{aligned}$$

où φ_n représente *le coefficient de simple parenté* des parents : c'est la probabilité en tirant au hasard, au locus considéré, deux allèles, l'un chez le père, l'autre chez la mère, d'avoir ces deux allèles identiques (MALECOT-GILLOIS) :

$$F_{n+1} = 1/3(F_n + 2\ \varphi_n) \qquad (7)$$

Dans l'expérience considérée, les deux parents de l'hybride, P_r et P_s sont consanguins, mais non apparentés, donc $\varphi_n = 0$, et F' le coefficient de consanguinité de l'hybride est tel que :

$$F' = 1/3\ F$$

Nous retrouvons par ce raisonnement un résultat déjà connu (GALLAIS, 1967), le coefficient de consanguinité de l'hybride est le tiers du coefficient de consanguinité des parents.

Au niveau de la génération hybride, les individus étant tous frères, le coefficient de parenté n'est pas nul. Considérons dans cet hybride deux individus frères X' et Y' de structure :

$$x_1\ \ x_2\ \ y_1\ \ y_2 \quad \text{et} \quad x'_1\ \ x'_2\ \ y'_1\ \ y'_2$$

$x_1\ \ x_2\ \ x'_1\ \ x'_2$ proviennent du même parent X

$y_1\ \ y_2\ \ y'_1\ \ y'_2$ proviennent du même parent Y.

Le coefficient de simple parenté $\varphi_{x'y'}$ entre ces deux indlividus est tel que :

$$\varphi_{x'y'} = \frac{1}{16}[Pr(x_1 \equiv x'_1) + Pr(x_1 \equiv x'_2) + Pr(x_2 \equiv x'_1) + Pr(x_2 \equiv x'_2) + Pr(y_1 \equiv y'_1) + Pr(y_1 \equiv y'_2) + Pr(y_2 \equiv y'_1) + Pr(y_2 \equiv y'_2)]$$

puisque $Pr(x \equiv y) = \varphi_{xy} = \varphi_n = 0$

mais, $Pr(x_1 \equiv x'_1) = Pr(x_1 = x'_2) = Pr(x_2 = x'_1) = \varphi_{xx}$

représente par la façon dont sont tirés les allèles, le coefficient de parenté d'un individu avec lui-même (KEMPTHORNE, 1957).

d'où :

$$\varphi\ x'y' = 1/2\ \varphi_{xx} = \frac{1 + 3\ F}{8}$$

et d'après la relation (7), après un régime de reproduction frère × sœur, le coefficient de consanguinité est :

$$\boxed{F'' = 2/3\ \frac{1 + 3F}{8} + 1/3\ F'} \qquad (8)$$

2. *Moyenne à une génération quelconque de multiplication*

L'expression théorique de la vigueur à une génération quelconque de multiplication est de la forme :

$$\mu_{(H)n} = \mu + F_n\ 6\ E_0(D) + (P_{0(n)} + 1/4\ P_{1(n)})\ 4\ E_0(T) + P_{0(n)}E_0(Q) + P_{2(n)}E_2(Q)$$

et en n'attachant, comme précédemment, d'importance qu'aux interactions entre deux allèles :

$$\mu_{(H)n} = \mu + F_n \, 6 \, E_0(D)$$

Le calcul du coefficient de consanguinité à une génération quelconque de multiplication, est identique à celui développé pour le calcul du coefficient de consanguinité à une génération quelconque de multiplication d'une variété synthétique. Nous sommes toujours en présence de structures génotypiques plus ou moins consanguines multipliées en panmixie, sans sélection, mais construites de façon différente au départ.

D'après DEMARLY (1963), à la méiose d'un individu, la probabilité de reconstitution dans un gamète d'une structure gamétique de la génération précédente est de 1/3 et avec la probabilité 2/3, les allèles s'unissent au hasard. Or, comme dans le cas des variétés synthétiques, du fait d'une base génétique étroite au départ, il existe une certaine probabilité d'identité de deux allèles par le jeu de la panmixie. Cette probabilité, coefficient de consanguinité à l'équilibre, F_e, a déjà été calculée pour les variétés synthétiques faites avec un nombre k de parents :

$$F_e = \frac{1}{k} \frac{1 + 3F_0}{4}$$

avec F_0 coefficient de consanguinité de départ. $\frac{1 + 3F_0}{4}$ représente le coefficient de parenté d'un individu avec lui-même.

Les deux parents d'un hybride apportent deux *classes d'allèles indépendantes* entre elles ; ces deux classes correspondent exactement à celles de la variété synthétique faite avec ces deux parents, dans l'hypothèse d'absence de sélection au cours des générations de multiplication. A l'équilibre, ces deux structures, différentes au départ, seront donc identiques et auront même coefficient de consanguinité. La comparaison des hybrides avec les synthétiques à deux constituants est envisagée plus loin.

Si F désigne le coefficient de consanguinité des parents de l'hybride simple, c'est-à-dire le coefficient de consanguinité de la population de départ, nous aurons donc à l'équilibre :

$$F_e = \frac{1 + 3F}{8} \text{ pour les hybrides simples}$$

$$\text{et } F_e = \frac{1 + F}{8} \text{ pour les hybrides doubles correspondants.}$$

Et à une génération quelconque,

$$F_n = 2/3 \, F_e + 1/3 \, F_{n-1}$$

La résolution de l'équation de récurrence conduit à :

$$F_n = (1/3)^{n-1}(F' - F_e) + F_e \qquad n \geqslant 1$$

avec $F' = 1/3 \, F$ où F est le coefficient de consanguinité des parents de l'hybride.

III. — INFLUENCE DES DIFFÉRENTS PARAMÈTRES SUR L'ÉVOLUTION DE LA VIGUEUR

Parmi les paramètres intervenant dans l'expression de la vigueur à une génération quelconque de multiplication de l'hybride :

— μ moyenne de la population théorique panmictique à l'équilibre, est fixée par la nature du matériel utilisé, avec *l'hypothèse d'absence de sélection*. Pour tenir compte de la sélection ce paramètre peut aussi être considéré comme la *limite d'amélioration* (GALLAIS, 1967 *b*).

— les interactions alléliques sont aussi relatives à la nature du matériel utilisé, et sont fixées avec l'hypothèse simplificatrice d'absence de sélection. Pour tenir compte de la sélection, il est possible de leur donner comme valeur maximum celle caractérisant les associations alléliques les plus efficientes. Cet aspect sera discuté en conclusion.

Nous discuterons donc seulement ici l'influence du coefficient de consanguinité de la population de départ, sur le sens d'évolution de la vigueur, la vitesse d'évolution et le niveau atteint à l'équilibre.

1. *Sens d'évolution de la vigueur*

D'après l'expression théorique de la vigueur :

$$\mu_{(H)n} = \mu + F_n \, 6 \, E_0(D)$$

le sens d'évolution ne dépendra que du coefficient de consanguinité F_n. Or nous savons que :

$$F_n = (F' - F_e)(1/3)^{n-1} + F_e$$

il en résulte donc que $(F_n - F_{n+1})$ est du signe de :

$$F' - F_e = 1/3 \, F - \frac{1 + 3F}{8} < 0$$

La courbe d'évolution du coefficient de consanguinité ne peut donc être que continue et décroissante.

Il en résulte *qu'un hybride, simple ou double, ne peut que diminuer de vigueur au cours des générations de multiplication, si les interactions entre allèles identiques ont un effet défavorable sur la vigueur.*

La première génération de multiplication est l'équivalent de croisements entre plantes sœurs ; la multiplication d'un hybride est un système de reproduction consanguin.

2. *Vitesse d'évolution*

La vitesse d'évolution peut se caractériser par la loi d'évolution de l'écart entre la moyenne de deux générations successives :

$$\Delta = \mu_{(H)n} - \mu_{(H)n+1} = (F_n - F_{n+1})6\ E_0(D)$$

$$F_n - F_{n+1} = -\frac{(3 + F)}{36}\ (1/3)^{n-1}$$

La chute de vigueur est plus importante dès les premières générations de multiplication, surtout à la première, un peu à la deuxième, puis la perte de vigueur est négligeable.

Au cours de la 1re et 2e génération de multiplication, la chute de vigueur sera *d'autant plus importante que le coefficient de consanguinité de parents de l'hybride sera élevé.* Avec les hypothèses faites, il en résulte que la chute de vigueur sera théoriquement moins forte chez les hybrides doubles que chez les hybrides simples. Par contre, si les interactions entre plus de deux allèles sont élevées, *la chute de vigueur sera plus importante chez les hybrides doubles* plus riches en structures hétérogènes (GALLAIS, 1967 *c*).

La supériorité des hybrides doubles sur les hybrides simples vient du plus faible coefficient de consanguinité des parents au départ : il est le tiers de celui des parents hybrides simples. L'hybride double est statistiquement plus riche en structures hétérozygotes que l'hybride simple. Cette situation est fondamentalement différente de celle des diploïdes où hybride simple et hybride double sont théoriquement comparables ; elle est particulière à l'état autotétraploïde : les résultats obtenus se généraliseraient facilement à un niveau d'autopolyploïdie quelconque avec le même raisonnement.

3. *Niveau d'équilibre*

L'expression théorique de la vigueur à l'équilibre est :

$$\mu_{(H)e} = \mu + F_e\ 6\ E_0(D)$$

$$F_{(HS)e} = \frac{1 + 3\ F}{8} \text{ pour les hybrides simples}$$

$$F_{(HD)e} = \frac{1 + F}{8} \text{ pour les hybrides doubles}$$

A l'équilibre, la différence entre la vigueur des hybrides simples et des hybrides doubles a pour expression

$$\mu_{(HS)e} - \mu_{(HD)e} = 1/4\ F\ 6\ E_0(D)$$

Cette différence est propotionnelle au niveau de consanguinité des parents de l'hybride simple. Au départ, nous avions, après la simplification concernant les interactions alléliques :

$$\mu_{(HS)0} - \mu_{(HD)0} = 2/9\ F\ 6\ E_0(D)$$

l'écart entre la vigueur des multiplications de l'hybride simple et de l'hybride double tend donc à se réduire, *mais l'hybride double est constamment supérieur.*

La vigueur de l'hybride double à l'équilibre est-elle supérieure à la vigueur de l'hybride simple au départ ? Nous avons d'après les relations précédentes :

$$\mu_{(HS)0} - \mu_{(HD)0} = \frac{5\,F - 3}{24}\,6\,E_0(D)$$

L'hybride double à l'équilibre est supérieur à l'hybride simple au départ si :

$$F > 3/5 = 0{,}60.$$

Si le coefficient de consanguinité des parents de l'hybride simple est inférieur à 0,60, l'hybride double à l'équilibre sera inférieur à l'hybride simple au départ, mais, l'écart entre les 2 structures hybrides sera faible et d'autant plus faible que le coefficient de consanguinité tendra vers zéro.

Si le coefficient de consanguinité des parents est nul, hybrides simples et hybrides doubles sont absolument comparables. La différence sera maximum lorsque les parents de l'hybride simple seront à l'état homozygotés.

4. *Conclusion*

Les deux structures, hybride simple et hybride double, diminueront de vigueur au cours des générations de multiplication en panmixie, ce régime de reproduction correspond à un système consanguin.

Les hybrides doubles, supérieurs aux hybrides simples dans le cas général de parents consanguins, le seront encore à l'équilibre. L'écart entre les deux types de structures sera d'autant plus grand que les parents de l'hybride simple seront plus consanguins. Dans le cas de parents très consanguins, les hybrides doubles à l'équilibre seront même supérieurs aux hybrides simples au départ.

La chute de vigueur sera surtout importante à la première génération de multiplication, et d'autant plus importante que les parents de l'hybride simple seront plus consanguins et que les interactions alléliques seront fortes.

IV. — COMPARAISON ENTRE HYBRIDES SIMPLES, HYBRIDES DOUBLES ET VARIÉTÉS SYNTHÉTIQUES

1. *Comparaison avec les synthétiques correspondantes à deux constituants*

Une synthétique à deux constituants pris au hasard dans la population consanguine de départ, a la même richesse allélique que l'hybride fait entre ces deux constituants. La panmixie supposée parfaite dans un cas, le contrôle de l'hybridation dans l'autre, font que, à la première génération, les deux structures sont différentes en vigueur attendue. Par contre, à l'équilibre, elles deviennent strictement comparables, dans l'hypothèse d'absence de sélection naturelle et artificielle au cours des générations de multiplication.

Avec la simplification faite, en ce qui concerne les interactions alléliques, nous savons (GALLAIS, 1967 *d*) que la vigueur d'une variété synthétique a pour expression :

$$\mu_{(G)n} = \mu + F_n \, 6 \, E_0(D)$$

avec

$$F_n = (F - F_e)(1/3)^n + F_e$$

et

$$F_e = \frac{1 + 3F}{4k}, \text{ soit avec } k = 2, \; F_e = \frac{1 + 3F}{8}$$

k étant le nombre de constituants.

A l'équilibre, un hybride multiplié simple est comparable avec la synthétique faite avec les deux constituants de l'hybride. Il en est de même pour l'hybride double comparé à la synthétique faite avec les deux constituants hybride simple, parents de l'hybride double. En ce qui concerne les hybrides, nous avons vu que leur vigueur ne peut que diminuer au cours des générations de multiplication. Par contre, selon le niveau de consanguinité des parents, une synthétique peut augmenter ou diminuer de vigueur.

Pour la synthétique faite avec les deux constituants de l'hybride simple, il n'y a diminution de vigueur que si :

$$F < \frac{1 + 3F}{8}$$

c'est-à-dire

$$F < 1/5 = 0{,}20.$$

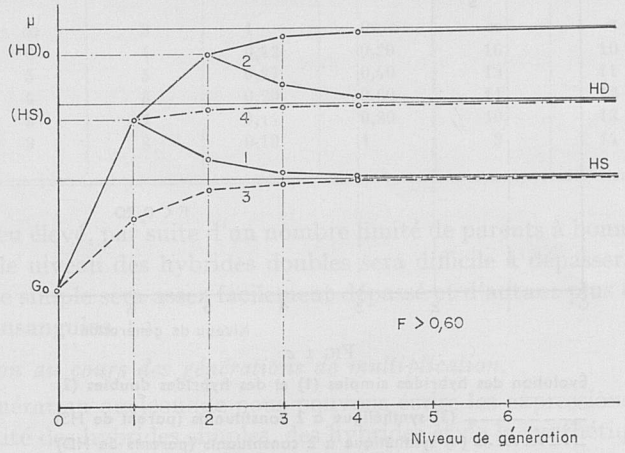


FIG. 1 *a* (voir fig. 1 *c*)

La synthétique faite avec les deux constituants hybride simple de l'hybride double, ne diminuera de vigueur que si :

$$F < 3/5 = 0{,}60.$$

La représentation graphique des courbes d'évolution des hybrides simples, des hybrides doubles et des synthétiques correspondantes à deux constituants est facilitée par la discussion qui précède (fig. 1 *a*, *b*, *c*).

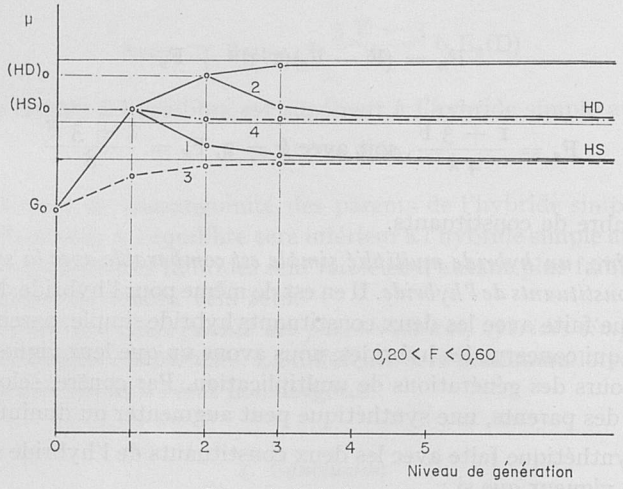


FIG. 1 *b* (voir fig. 1 *c*)

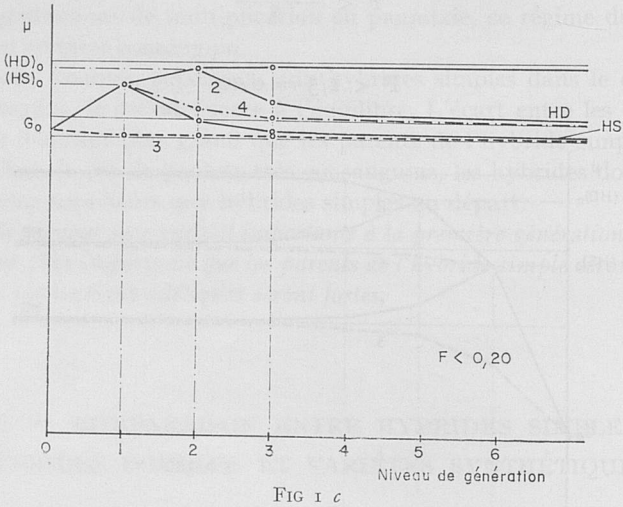


FIG 1 *c*

Évolution des hybrides simples (1) et des hybrïdes doubles (2)

– – – – – – – – – (3) synthéiique à 2 constituants (parent de HS)

–·–·–·–·– (4) synthétique à 2 constituonts (parents de HD)

2. *Comparaison avec les synthétiques à plus de deux constituants*

a) *Comparaison des niveaux de départ avec les synthétiques classiques à l'équilibre.*

Les interactions alléliques étant fixées, cette comparaison peut se faire sur la base du coefficient de consanguinité.

A l'équilibre, une synthétique faite avec k constituants a pour coefficient de consanguinité :

$$F_{(syn)e} = \frac{1 + 3F}{4k}$$

Cette synthétique sera plus vigoureuse qu'un hybride simple non multiplié si :

$$F_{(HS)0} > F_{(syn)e}$$

soit : $$k > \frac{3(1 + 3F)}{4F} \quad \text{ou} \quad F > \frac{3}{4k - 9}$$

De même elle sera supérieure à un hybride double non multiplié si :

$$F_{(HD)0} > F_{(syn)e}$$

soit : $$k > \frac{9(1 + 3F)}{4F} \quad \text{ou} \quad F > \frac{9}{4k - 27}$$

Selon le niveau de F et k, la vigueur des hybrides simples ou doubles non multipliés, peut être atteinte et dépassée par une synthétique.

TABLEAU 2

Valeurs critiques de k *et de F pour que la synthétique à l'équilibre dépasse le niveau hybride simple ou le niveau hybride double*

Niveau hybride simple				Niveau hybride double			
k_c à F fixé		F$_c$ à k fixé		k_c à F fixé		F$_c$ à k fixé	
F	k_c	k	F$_c$	F	k_c	k	F$_c$
0	∞	3	1	0	∞	9	1
0,20	6	4	0,42	0,20	16	10	0,70
0,40	5	5	0,27	0,40	13	11	0,53
0,60	4	6	0,20	0,60	11	12	0,43
0,80	3	7	0,14	0,80	10	13	0,36
1	3	8	0,13	1	9	14	0,31

Si k est peu élevé, par suite d'un nombre limité de parents à bonne aptitude à la combinaison, le niveau des hybrides doubles sera difficile à dépasser. Par contre le niveau hybride simple sera assez facilement dépassé et d'autant plus que les parents seront plus consanguins.

b) *Comparaison au cours des générations de multiplication.*

A une génération quelconque nous pouvons écrire les expressions du coefficient de consanguinité des hybrides simples, des hybrides et de la synthétique.

$$F_{(HS)n} = \left(1/3\,F - \frac{1 + 3F}{8}\right)(1/3)^{n-1} + \frac{1 + 3F}{8}$$

$$F_{(HD)n} = \left(1/9\,F - \frac{1 + F}{8}\right)(1/3)^{n-2} + \frac{1 + F}{8}$$

$$F_{(syn)n} = \left(F - \frac{1 + 3F}{4k}\right)(1/3)^{n} + \frac{1 + 3F}{4k}$$

n représente le niveau de la génération dans l'élaboration des structures considérées à partir des lignées ($n = 0$, pour les lignées, $n = 1$ pour l'hybride simple et la première génération de la synthétique, etc.).

Dans le cas des variétés synthétiques, à un niveau donné de consanguinité des parents de départ, le niveau de la vigueur à l'équilibre augmente avec le nombre de parents.

Une synthétique à plus de deux constituants sera toujours supérieure à un hybride simple multiplié à l'équilibre. Cette supériorité pourra se manifester même très tôt avec les premières générations de multiplication lorsque $F_{(HS)n} > F_{(syn)n}$, ce qui correspond avec $n = 2$ à un nombre k voisin de 3, et ceci quel que soit le niveau de consanguinité.

La multiplication de l'hybride double à l'équilibre sera supérieure à l'équilibre d'une variété synthétique si :

$$\frac{1 + F}{8} < \frac{1 + 3F}{4k}$$

La discussion selon les valeurs de k et de F présente un intérêt particulier, en remarquant *qu'un hybride double fait intervenir 4 plantes indépendantes de la population consanguine.* Si nous considérons une synthétique *à 4 constituants*, son coefficient de consanguinité a pour expression à l'équilibre :

$$F_{(syn4)e} = \frac{1 + 3F}{16}$$

et

$$F_{(HD)e} = \frac{1 + F}{8}$$

Ces deux structures ne sont donc comparables que si $F = 1$. Dans le cas général où $F < 1$, à l'équilibre une synthétique à *4 constituants est supérieure à la multiplication d'un hybride double* ; le choix de seulement 2 plantes hybrides a restreint la base génétique de départ. D'après ce qui précède quel que soit le coefficient de consanguinité à l'équilibre, une synthétique à *plus de 4 constituants* sera toujours supérieure à la multiplication d'un hybride double.

Au cours des générations de multiplication, l'avantage de l'hybride double est d'ailleurs vite détruit, l'écart étant divisé par 3 à chaque génération de multiplication. Par exemple, dès la première génération de multiplication, l'hybride double n'est supérieur à la synthétique à 4 constituants à sa troisième génération de multiplication que si :

$$F > 0{,}42.$$

Par suite des nécessités de multiplication et l'équilibre étant relativement vite atteint, *la structure variété synthétique* à 4 constituants ou plus, apparaît donc comme préférable, quel que soit le coefficient de consanguinité de départ, à *une structure hybride simple ou hybride double multipliée*, ne serait-ce que pendant une génération.

3. *Synthétique entre plantes hybrides. — Mélanges d'hybrides*

a) *Synthétiques entre plantes hybrides simples.*

L'hybridation entre plantes non apparentées a pour conséquence de supprimer certaines situations d'identité, et globalement de *diminuer le coefficient de consanguinité*

de 1/3, comme le ferait la multiplication panmictique de la population infinie. Une synthétique entre plantes hybrides simples sera donc une synthétique classique, mais entre plantes moins consanguines.

Supposons qu'il soit possible d'obtenir un nombre k *de plantes hybrides simples* non apparentées, la vigueur d'une telle synthétique à l'équilibre aura pour expression :

$$\mu_{(synHS)e} = \mu + \frac{1 + F}{4\,k}\,6\,E_0(D)$$

avec $k = 2$ nous retrouvons évidemment la valeur de l'hybride double à l'équilibre. Donc pour $k > 2$, *à l'équilibre, la vigueur d'une synthétique entre plantes hybrides simples est supérieure à l'hybride double multiplié.*

Cette synthétique entre plantes hybrides simples augmentera de vigueur si le coefficient de consanguinité de départ égal à 1/3 F est supérieur au coefficient de consanguinité à l'équilibre, c'est-à-dire si :

$$1/3\ F > \frac{1 + F}{4\,k}$$

d'où les valeurs critiques k_c et F_c de k et de F (tabl. 3).

TABLEAU 3

Valeurs critiques de k *et de F pour que la synthétique entre plantes hybrides simples indépendantes augmente de vigueur*

k_c à F fixé		F_c à k fixé	
F	k_c	k	F_c
0	∞	2	0,60
0,1	8	3	0,33
0,2	5	4	0,23
0,3	4	5	0,17
0,4	3	6	0,14
0,5	3	7	0,12

Si $k >$ à k_c à F fixé, ou si $F > F_c$ à k fixé, *la vigueur augmentera et sera donc supérieure à celle d'un hybride simple* non multiplié, ce qui est évident puisque la base génétique a été élargie. La vigueur de cette synthétique sera à l'équilibre supérieure à celle d'un hybride double non multiplié si l'inégalité suivante peut être vérifiée :

$$1/9\ F > \frac{1 + F}{4\,k}$$

c'est-à-dire si $k > k'_c$ à F fixé

et $F > F'_c$ à k fixé (voir tabl. 4)

avec $$k'_c = \frac{9(1 + F)}{4 F} \equiv 3 k_c$$

et $$F'_c = \frac{1}{4/9 k - 1}$$

Comme k plantes hybrides simples indépendantes font intervenir $2 k$ parents indépendants ayant une bonne aptitude à la combinaison, le nombre k est limité en pratique. Ainsi avec $2 k \leqslant 8$ *il est impossible de dépasser* par une synthétique entre

TABLEAU 4

Valeurs critiques de k *et de F pour que la synthétique entre plantes hybrides simples, à l'équilibre, soit supérieure à l'hybride double non multiplié*

k'_c à F fixé		F'_c à k fixé	
F	k'_c	k	F'_c
0	∞	3	impossible
0,20	14	4	impossible
0,40	8	5	0,81
0,60	6	6	0,60
0,80	5	7	0,46
1	5		

plantes hybrides simples indépendantes le niveau des hybrides doubles non multipliés, mais il est possible de l'approcher dans le cas de parents très consanguins.

La comparaison avec la synthétique classique faisant intervenir les $2 k$ plantes parents des hybrides simples, peut se faire sur la base du coefficient de consanguinité.

$$F_{(syn\,2k)_n} = \left(F - \frac{1 + 3 F}{8 k}\right)(1/3)^n + \frac{1 + 3 F}{8 k}$$

$$F_{(syn\,HS)_n} = \left(1/3\ F - \frac{1 + F}{4 k}\right)(1/3)^{n-1} + \frac{1 + F}{4 k}$$

A l'équilibre la synthétique classique sera donc plus vigoureuse, si le coefficient de consanguinité des parents est inférieur à l'unité. Si au départ, les parents étaient homozygotes, les deux structures sont comparables. Au cours des premières générations de multiplication, la synthétique entre plantes hybrides simples peut être supérieure : mais cet avantage n'a aucune signification car la vigueur de cette structure, à l'équilibre est rapidement atteinte et est inférieure à celui de la synthétique classique. Avec les nécessités de multiplication *l'avantage reste donc à la synthétique classique* qui conserve toute la richesse allélique de départ, alors que le choix d'une plante hybride simple la réduit.

b) *Mélanges d'hybrides simples.*

Si un nombre k d'hybrides simples sont mélangés, et de telle sorte que le nombre d'individus de chaque hybride soit grand et comparable, la vigueur $\mu_{(MHS)_1}$ de ce mélange à la première génération de multiplication est telle que :

$$\mu_{(MHS)_1} = 1/k \mu_{(HS_1)} + (1 - 1/k)\mu_{(P)}$$

la valeur attendue du croisement de deux plantes indépendantes $\mu_{(P)}$ est en effet celle d'une population consanguine où :

$$\mu_{(P)} = \mu + F_{(P)}\, 6E_0(D) \text{ avec } F_{(P)} = 1/3\, F' = 1/9\, F$$

$$\mu_{(HS)_1} = \mu + F_{(HS)_1}\, 6E_0(D) \text{ avec } F_{(HS)_1} = 2/3\, \frac{1 + 3F}{8}\, 1/9\, F$$

d'où :

$$\boxed{\mu_{(MHS)_1} = \mu + \left[1/9\, F + 1/k\, \frac{1 + 3F}{12}\right] 6\, E_0(D)}$$

A l'équilibre, *l'expression théorique de la vigueur de cette structure sera évidemment celle de la synthétique classique à k constituants, soit* :

$$\mu_{(syn)_e} = \mu + \frac{1 + 3F}{8\, k}\, 6E_0(D)$$

Le sens d'évolution de cette structure est donné par le signe de :

$$\mu_{(MHS)_1} - \mu_{(MHS)_e} = \left(1/9\, F - 1/3\, \frac{1 + 3F}{8\, k}\right) 6\, E_0(D)$$

Posons

$$kc = \frac{3}{8}\, \frac{1 + 3F}{F}$$

Si :

$k > k_c$ il y aura augmentation de vigueur

$k < k_c$ il y aura diminution de vigueur

d'où le tableau 5, des valeurs critiques de k, selon le niveau de consanguinité et de F, selon le nombre k.

TABLEAU 5

Valeurs critiques de k *et de F pour l'augmentation de la vigueur d'un mélange d'hybrides simples indépendants*

k_c avec F donné		F_{0c} avec k donné	
F	k_c	k	F_{0c}
0	∞	2	0,41
0,1	5	3	0,20
0,2	3	4	0,13
0,4	2	5	0,09
0,6	2	6	0,07
1	2	7	0,06

Mais quel que soit le sens d'évolution le niveau de départ étant supérieur à celui de la synthétique à la première génération de multiplication, il en résulte que *le*

mélange d'hybrides simples sera toujours supérieur à cette synthétique, faisant intervenir les mêmes parents, comme le montre la figure 2.

Si le nombre d'hybrides simples est le facteur limitant, ce qui est très probable, il suffira d'avoir des parents suffisamment consanguins pour avoir augmentation de vigueur. Dès que $k \geqslant 4$ la consanguinité induite par un cycle d'autofécondation sera suffisante pour se trouver dans les conditions d'augmentation de vigueur. De même avec $k = 3$, il n'y aura augmentation de vigueur de l'hybride que si $F > 0{,}20$, et avec $k = 2$, la vigueur n'augmentera que si $F > 0{,}41$ (3 générations d'autofécondation).

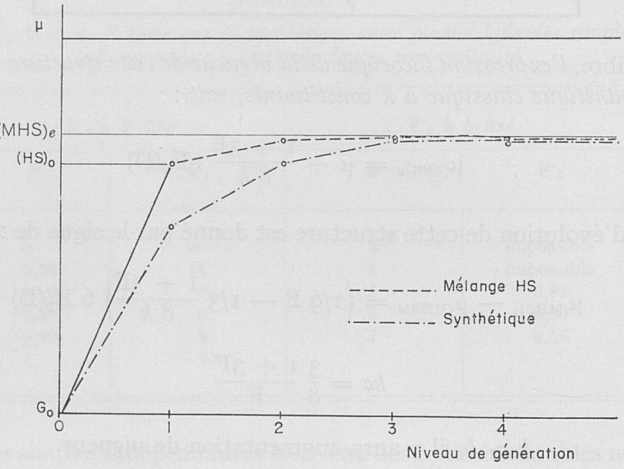


FIG 2.

Exemple d'évolution comparée d'un mélange d'hybrides simples, et d'une synthétique faisant intervenir un même nombre de constituants indépendants

Dans les conditions d'augmentation de vigueur, l'intérêt du sélectionneur sera d'attendre l'équilibre : cet équilibre sera d'autant plus lent à atteindre que les plantes seront consanguines, *mais sera pratiquement atteint au maximum en 3 générations de multiplication* si l'on considère que des différences inférieures à 5 p. 100 ne sont plus significatives.

Par contre, dans le cas de diminution de vigueur du mélange l'intérêt du sélectionneur sera théoriquement de commercialiser assez tôt, par exemple :

$$\text{si } k = 3 \text{ avec } F < 0{,}20$$
$$\text{si } k = 2 \text{ avec } F < 0{,}41$$

Le gain de vigueur dans ces cas, justifie-t-il la méthode ? Plaçons-nous au niveau 3 :

$$F_{(syn)} = \left(F - \frac{1 + 3F}{4k}\right)(1/3)^3 + \frac{1 + 3F}{4k}$$

d'où :

$$F_{(MHS)} = \left(1/3\ F - \frac{1 + 3F}{4k}\right)(1/3)^2 + \frac{1 + 3F}{4k}$$

$$F_{(syn)} - F_{(MHS)} = 2/3\ (1/3)^2 + \frac{1 + 3F}{4k}$$

soit avec $k' = 2$, $k = 4$ et $F = 0{,}41$ une différence voisine de 1 p. 100. Deux générations de multiplication, ce qui est minimum, ont donc suffi pour ramener le niveau du mélange, très voisin de celui de la synthétique.

En conclusion, compte tenu des *nécessités de multiplication* pour obtenir un volume suffisant de semences, *le mélange d'hybrides simples n'apparaît pas significativement supérieur à la synthétique classique.*

4. *Synthétiques ou mélange hybrides simples multipliés*

Au lieu de mélanger les hybrides simples dès leur création, il est possible d'envisager leur multiplication séparée puis de les mélanger pour constituer la semence de base.

A l'équilibre, un hybride simple multiplié a pour coefficient de consanguinité :

$$F_{(HS)e} = \frac{1 + 3F}{8}$$

La culture en mélange d'un nombre k d'hybrides simples indépendants voisins de l'équilibre, conduira à un coefficient de consanguinité tel que :

$$F_{[M(HS)e]} = 1/k \frac{1 + 3F}{8} + (1 - 1/k)\ 1/3 \frac{1 + 3F}{8} = \frac{1 + 3F}{24} + 2/3 \frac{1 + 3F}{8k}$$

La synthétique correspondante à $2k$ constituants aurait pour coefficient de consanguinité :

$$F_{(syn)e} = \frac{1 + 3F}{8k}$$

Dans le cas général où le nombre k est supérieur à 1, le mélange ne peut pas avoir un coefficient de consanguinité plus faible que celui de la synthétique correspondante : sa vigueur sera donc plus faible, par suite d'une consanguinité plus forte résultant de la multiplication indépendante des hybrides simples.

Ces conclusions, comme les précédentes, ne sont valables qu'en l'absence de sélection naturelle ou artificielle au cours des générations de multiplication : dans nos hypothèses, la panmixie a été supposée parfaite.

5. *Comparaison de différents schémas*

Le raisonnement fait pour les différentes synthétiques ou mélange d'hybrides simples peut s'appliquer aux hybrides doubles. *La supériorité des mélanges d'hybrides doubles* apparaîtrait sur toute autre structure étudiée, de façon très nette au cours des premières générations de multiplication, et d'autant plus que le coefficient de consanguinité des parents de départ serait élevé.

Mais, si ne sont comparées entre elles que les *structures faisant intervenir au départ un même nombre de parents*, la supériorité des mélanges d'hybrides doubles est moins évidente du fait d'une part du rétrécissement de la base génétique de départ, par le choix de deux plantes hybrides simples pour la création d'hybrides doubles, et, d'autre part du nombre limité de parents à bonne aptitude à la combinaison.

D'après ce qui précède, à une génération quelconque, nous pouvons écrire l'expression du coefficient de consanguinité de différentes structures : hybrides simples (HS), hybrides doubles (HD), synthétiques classiques (Syn), synthétiques entre plantes hybrides simples (Syn HS), mélange d'hybrides simples (MHS), synthétiques entre plantes hybrides doubles (Syn HD), et mélange d'hybrides doubles (MHD). Pour cela nous remarquerons que k hybrides doubles indépendants font intervenir $2k$ *hybrides simples indépendants* et $4k$ parents indépendants de la population consanguine de départ. Pour cette comparaison, nous considérerons un nombre $k' = 4k$ fixé. ($k = 1, 2, 3$)

$$F_{(HS)n} = \left(1/3\ F - \frac{1 + 3F}{8}\right)(1/3)^{n-1} + \frac{1 + 3F}{8} \quad (1)$$

$$F_{(HD)n} = \left(1/9\ F - \frac{1 + F}{8}\right)(1/3)^{n-2} + \frac{1 + F}{8} \quad (2)$$

$$F_{(syn)n} = \left(F - \frac{1 + 3F}{16\ k}\right)(1/3)^{n} + \frac{1 + 3F}{16\ k} \quad (3)$$

$$F_{(syn\ HS)n} = \left(1/3\ F - \frac{1 + F}{8\ k}\right)(1/3)^{n-1} + \frac{1 + F}{8\ k} \quad (4)$$

$$F_{(MHS)n} = \left(1/3\ F - \frac{1 + 3F}{16\ k}\right)(13)^{n-1} + \frac{1 + 3F}{16\ k} \quad (5)$$

$$F_{(syn\ HD)n} = \left(1/9\ F - \frac{1 + 1/3F}{4\ k}\right)(1/3)^{n-2} + \frac{1 + 1/3F}{4\ k} \quad (6)$$

$$F_{(MHD)n} = \left(1/9\ F - \frac{1 + F}{8\ k}\right)(1/3)^{n-2} + \frac{1 + F}{8\ k} \quad (7)$$

n représente comme précédemment le niveau de génération dans l'élaboration des différentes structures à partir des lignées.

Compte tenu des nécessités de multiplication (2 ou 3 générations) l'équilibre est pratiquement atteint à la 3e génération de multiplication d'une structure quel que soit le coefficient de consanguinité de départ, si ne sont considérées comme significatives que des différences supérieures à 5 p. 100. Une comparaison directe peut alors être faite à l'équilibre.

Le coefficient de consanguinité des hybrides simples et doubles multipliés, est rappelé à titre indicatif. Les structures « synthétique classique » (3), et « mélange d'hybrides simples » (5) se correspondent à l'équilibre, de même que les structures « synthétique hybrides simples » (4) et « mélange hybrides doubles » (7). Ces quatre structures sont équivalentes à l'équilibre, dans le cas où, au départ, les parents sont homozygotes ($F = 1$).

Dans le cas général, nous aurons toujours :

$$(3) \text{ et } (5) > (4) \text{ et } (7) \qquad \text{si : } F < 1$$

Par le choix de plantes hybrides simples, pour la création de synthétiques entre plantes hybrides simples, ou la création d'hybrides doubles qui seront mélangés, la richesse allélique de départ est réduite d'où une consanguinité plus importante à

l'équilibre et corrélativement une vigueur plus faible. La construction de la synthétique entre plantes hybrides doubles, indépendantes, faisant intervenir un nouveau choix, réduit encore plus la richesse allélique : ce sera donc la structure ayant la vigueur la plus faible.

En conclusion, deux schémas semblent présenter un intérêt dans le cas de multiplication panmictique obligatoire pendant plusieurs générations (deux ou trois) : ce sont les schémas « *variétés synthétiques classiques* » et « *mélanges d'hybrides simples* », ils sont équivalents à l'équilibre.

La multiplication séparée de structures hybrides puis leur mélange ne présente aucun intérêt par rapport à ces deux structures.

Les données du problème seraient entièrement modifiées, si le nombre de parents ayant une bonne aptitude à la combinaison n'était pas limité, et si la panmixie n'était pas parfaite.

V. — DISCUSSION

1. *Consanguinité et vigueur chez les tétraploïdes*

Dans cette étude, la vigueur d'un ensemble d'individus a été reliée à son coefficient de consanguinité F, selon l'expression :

$$\mu_{(n)} = \mu + F_n\, 6\, E_0(D)$$

dérivée de l'expression plus générale.

$$\mu_{(n)} = \mu + F_n\, 6\, E_0(D) + (P_{0(n)} + 1/4\, P_{1(n)}\, 4\, E_0(T) + P_{0(n)}\, E_0(Q) + P_{2(n)} E_2(Q)$$

en négligeant les interactions entre plus de deux allèles. Une étude théorique de l'effet de la consanguinité chez les autotétraploïdes et la comparaison avec les résultats expérimentaux de différents auteurs (Tysdal, Kirk, Busbice et Wilsie, Guy) montre que les relations entre deux allèles sont insuffisantes pour caractériser la vigueur chez *Medicago sativa* (Gallais). Des données sur *Dactylis glomerata* vont dans le même sens (Schlutz, Rebischung).

Dans les situations envisagées, c'est-à-dire en régime de multiplication panmictique d'une structure à base génétique limitée, les coefficients des termes relatifs aux effets des interactions alléliques sont plus ou moins proportionnels au coefficient de consanguinité (calculs en cours).

TABLEAU 6

Résultats de Levings, Dudley, Alexander *sur maïs autotétraploïde*

	$(HD)_0$	$(HS)_0$ F_1	F_2	F_3	I_n ($n \sim 9$)
Hauteur	182	174	165	158	138
Poids épi	206	170	146	128	77
F	0,078	0,266	0,489	0,490	0,800

Les conclusions sur le sens d'évolution et la comparaison de différentes structures par leur classement, ne seraient pas affectées par cette simplification. Mais, trouver une liaison entre coefficient de consanguinité et vigueur ne signifie pas que l'effet des interactions entre plus de deux allèles soit négligeable.

Les données expérimentales sur la comparaison des différentes structures étudiées, chez les plantes allogames autotétraploïdes, c'est-à-dire où interviennent l'hybridation et la multiplication panmictique sont encore rares. Des expériences sont en cours sur Luzerne et Dactyle à la Station de Lusignan.

Chez le maïs autotétraploïde, LEVINGS, DUDLEY, ALEXANDER (1967) ont trouvé *une bonne liaison entre la vigueur des différentes structures et le coefficient de consanguinité* pour différents caractères. Les hybrides simples et les hybrides doubles sont comparés à la moyenne des lignées (F_2, F_3) obtenues par autofécondation de plantes hybrides simples.

TABLEAU 7

Résultats de GALLAIS *sur dactyle, montrant le niveau des hybrides simples entre lignées à différents niveaux de consanguinité*

Niveau consanguinité des parents		F Hybride simple	Rendement des hybrides	
I_n	F_0		Forte densité (1966)	Plantes isolées (1965)
I_3	0,42	0,140	105,4	149
I_4	0,52	0,173	92,0	144
I_5	0,59	0,196	72,2	132

Les résultats concernant le niveau des hybrides simples et des hybrides doubles rejoignent ceux de GUY (1966) sur Luzerne. Sur Dactyle (GALLAIS, 1966, non publié), la vigueur appréciée par le rendement en fourrage des hybrides simples entre deux origines à différents niveaux de consanguinité, est aussi apparue en bonne liaison avec le coefficient de consanguinité, malgré une forte interaction génotype × milieu.

TABLEAU 8

Résultats de THEURER *et* ELLING *sur luzerne montrant l'influence du nombre de constituants sur la vigueur moyenne des synthétiques à la deuxième génération de multiplication*

Structures	Nombre	F	Rendement
Syn à 2	10	0,112	3,94
Syn à 3	10	0,074	4,17
Syn à 4	5	0,056	4,46
Syn à 5	1	0,045	4,45

THEURER et ELLING (1964) ont montré chez la luzerne, que différentes synthétiques possibles avec un même nombre de constituants (5) non consanguins, se classent à une même génération de multiplication, la deuxième, selon le nombre de constituants :

$$\text{Syn à } 2 < \text{Syn à } 3 < \text{Syn à } 4 < \text{Syn à } 5$$

Dans cette expérience apparaît aussi une bonne liaison entre la vigueur mesurée par le rendement en fourrage, et le coefficient de consanguinité que nous avons calculé selon l'expression :

$$F_{(syn)n} = (F_0 - F_e)\ (1/3)^n + F_e$$

en supposant $F_0 = 0$ au départ et avec $F_e = \dfrac{1 + 3F_0}{4k}$ (GALLAIS 1967 *d*).

Dans une première étape, le modèle simplifié d'appréciation de la vigueur par le coefficient de consanguinité de structures multipliées en panmixie, apporte des conclusions qui semblent assez bien vérifiées par l'expérience. Ce modèle d'étude de la vigueur d'une structure quelconque à une génération quelconque de multiplication est très simple et pourrait s'étendre à bien des cas particuliers non envisagés : il conduira toujours à prédire globalement le sens d'action de la consanguinité sur la vigueur.

2. *Conséquences en amélioration des plantes*

a) *Intérêt de la connaissance de la biologie florale.*

L'étude théorique montre que *s'il y a panmixie parfaite dans l'espèce et multiplication sans sélection* d'une structure pendant plusieurs générations, la meilleure façon d'utiliser les constituants disponibles pour la création de cette structure est *le schéma variété synthétique ou mélange d'hybrides simples. L'hypothèse de panmixie parfaite* et d'absence de sélection naturelle ou artificielle au cours des générations de multiplication est fondamentale. Les déviations par rapport à la panmixie peuvent être de deux types, autofertilité ou autostérilité. Dans le cas d'autofertilité, en l'absence de sélection naturelle ou artificielle, pendant les générations de multiplication, les conclusions de l'étude relative à l'action de la consanguinité restent valables et sont même exagérées, l'autofertilité entraînant une consanguinité plus importante.

Dans le cas d'autostérilité et *plus généralement de sélection au niveau gamétique,* les structures les plus homozygotes seront les plus désavantagées : la consanguinité peut donc être limitée par un tel mécanisme. Les conséquences *d'une sélection au niveau zygotique* par compétition inter-génotypique seront les mêmes. Dans ces deux situations, l'influence combinée du niveau de consanguinité des parents et du schéma de reproduction risque d'être fortement limitée : au cours des générations de multiplication les formes hétérozygotes se maintiendront et seront susceptibles d'augmenter en fréquence. Ainsi par suite d'une compétition entre l'autopollen et l'allopollen, les synthétiques à deux constituants risquent d'être fortement comparables aux hybrides simples. Mais l'influence de tels mécanismes deviendra faible après la première génération de multiplication si le nombre de parents k augmente.

Il est donc important de connaître la nature des déviations par rapport à la

panmixie, leur importance et leur généralité, pour construire un schéma de sélection efficace, compte tenu des relations existant entre les allèles. Avec des phénomènes de compétition au niveau gamétique et zygotique, il serait possible de produire à grande échelle une structure hybride d'un très bon niveau par exemple par le « croisement » de deux lignées, ou de deux hybrides simples à bonne aptitude à la combinaison, ce qui permettrait d'approcher la limite d'amélioration.

b) *Limite d'amélioration.*

1. *Signification du paramètre μ, moyenne d'une population théorique initiale.*

Avec les *hybrides simples*, l'écart entre la population consanguine de départ et la population panmictique théorique est divisé en moyenne par trois ; de même, en sélectionnant des individus hybrides simples pour leur aptitude à la combinaison et la *création d'hybrides doubles*, l'écart entre la moyenne des hybrides simples $\mu_{(HS)}$ et celle de la population théorique (μ) est encore divisé par trois :

Il serait possible de concevoir des *hybrides quadruples* obtenus par sélection pour leur aptitude spécifique à la combinaison de plantes hybrides doubles : ils se rapprocheraient encore de la moyenne de la population théorique, mais, avec un progrès de moins en moins important et négligeable en passant à des hybrides d'ordre plus élevé (hybrides octuples, etc.).

De même dans l'hypothèse où il serait possible d'obtenir un grand nombre d'individus à bonne aptitude à la combinaison entre eux, la moyenne de la variété synthétique faite avec ces individus approcherait au cours des générations de multiplication la moyenne μ de la population théorique, où l'état tétragénique serait pratiquement réalisé à tous les loci.

Le paramètre μ, défini comme la moyenne d'une population théorique panmictique à l'équilibre peut apparaître alors comme la *moyenne d'une population améliorée possible*, où tous les individus auraient une bonne aptitude à la combinaison entre eux. Cette moyenne est donc le maximum qu'il soit possible d'atteindre par sélection quel que soit le schéma employé : c'est la *limite d'amélioration*. L'efficacité d'une méthode de sélection peut donc se mesurer par rapport à ce paramètre.

2. *Aptitude à la combinaison et limite d'amélioration.*

La limite d'amélioration interprétée comme la moyenne d'une population améliorée où tous les individus auraient une bonne aptitude à la combinaison entre eux, a un caractère un peu théorique : elle conduirait à envisager l'existence d'un nombre infini d'allèles ayant tous une bonne aptitude à la combinaison, la vigueur étant alors maximum lorsque quatre allèles différents entre eux sont présents au même locus. Cette attitude conduirait à n'attacher d'importance qu'à l'état d'un locus, quels que soient les allèles présents.

Mais la limite d'amélioration prend un caractère plus concret si elle est seulement considérée comme *la moyenne d'un ensemble d'individus ayant la structure génotypique la plus favorable pour la vigueur hybride* : elle peut donc être considérée comme la moyenne des individus ayant dans la partie du génome étudiée, *la structure la plus hétérogène possible réalisant la combinaison d'allèles la plus efficiente*. Il en résulte que par hybridation les gains de vigueur donnés, ne sont plus que des gains attendus en moyenne, mais les *gains maximum*. Le progrès de la sélection dé-

pendra de l'efficacité du choix des unités génétiques en présence. La sélection doit donc porter à deux niveaux : *la sélection des structures* et *la sélection des allèles pour leurs effets propres et leurs relations*

c) *Choix d'un schéma de sélection.*

La limite d'amélioration sera d'autant plus facilement atteinte que la consanguinité des individus utilisés sera faible. C'est là une particularité de l'état autotétraploïde, où, même avec le contrôle de l'hybridation, *plus la consanguinité des parents sera élevée, plus il sera difficile d'obtenir un bon niveau de vigueur hybride.*

Par exemple, une structure hybride faite entre deux lignées homozygotes est encore assez consanguine (F = 0,33, ce qui correspond à deux générations d'autofécondation). Il en résulte que *l'aptitude spécifique à la combinaison de deux individus autopolyploïdes indépendants dans leur origine, ne dépend plus seulement des relations entre allèles, comme chez les diploïdes, mais aussi de leur coefficient de consanguinité.*

La difficulté est donc dans la création d'un matériel amélioré pour toutes les caractéristiques agronomiques recherchées, et pour *son aptitude à la combinaison* ou sa vigueur hybride, en limitant la consanguinité. Dans la mesure où le contrôle de l'hybridation est possible à assez grande échelle, il est possible d'envisager l'élaboration de structures hybrides simples d'abord, puis hybrides trois voies, hybrides doubles, *le progrès se faisant par étape* au fur et à mesure de la détection d'individus à bonne aptitude spécifique à la combinaison entre eux. Dans ce cas, l'effet de la consanguinité des parents est rapidement limité et la phase de consanguinité précédant l'hybridation se justifie car elle permet d'augmenter la variance de l'aptitude à la combinaison.

Si le contrôle de l'hybridation n'est pas possible à grande échelle, s'il y a *nécessité de multiplication*, le schéma *variété synthétique, ou mélange d'hybrides simples* devra être choisi. Le mélange de structures hybrides indépendantes, à bonne aptitude à la combinaison entre elles, apparaît comme un système de transformation des structures génotypiques, après l'hybridation et avant la multiplication panmictique susceptible d'apporter un certain gain de vigueur, mais uniquement appréciable aux premières générations de multiplication. A l'équilibre, les deux structures sont comparables.

Dans le cas de variétés synthétiques où de mélange d'hybrides simples, l'effet résiduel de la consanguinité des parents est plus fort. C'est surtout dans le cas de nécessité de multiplication, que la *création d'un matériel amélioré non consanguin* s'impose même s'il n'y a pas panmixie et d'autant plus que les interactions entre allèles à un locus seront importantes.

Reçu pour publication en février 1968

SUMMARY

THEORETICAL AND COMPARATIVE STUDY OF THE VIGOUR OF DIFFERENT TYPES OF VARIETIES IN CROSS-FERTILIZED AUTOTETRAPLOID PLANTS

The theoretical expression of vigour of cross-fertilized autotetraploid plants according to their different possible variety structures is studied by means of a simplified genetical model.

A comparison is made between the single-crosses, the double-crosses, the generations formed by their successive multiplications, the synthetics with independant plants from single-crosses, the

mixed independant crosses and their multiplications, in each case with reference to the classical synthetic varieties.

When parental generation is inbred, the double cross are always superior to the single-cross. As the descendants multiply the vigour of these crosses decreases gradually and all the more as the interactions between the alleles are stronger.

The descendance of mixed independant crosses is comparable, in equilibrium, with the synthetic varieties obtained from the parents of the corresponding crosses but is superior in the first generation of multiplication.

Considering the multiplication required at present for some cross-fertilized autetraploid fodder plants, the best combination seems to be the « synthetic varieties » or « mixed single crosses », with selection of the relations between alleles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOUFFETTE A. R., 1966. Contribution mathématique à la génétique des tétraploïdes. *Thèse doctorat 3e cycle, Fac. Sci. Lyon.*

BOUFFETTE J., 1966. Expression de la covariance génotypique chez les tétraploïdes. *Thèse doctorat 3e cycle, Fac. Sci. Lyon.*

BUSBICE Th., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression an heterosis in autoteptraloïds with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica*, **15**, 1, 52-67.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des Plantes. Thèse Fac. Sci. Paris, *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.

DEMARLY Y., GALLAIS A., 1966. *Cours de Génétique statistique appliquée à l'amélioration des plantes.* Ire partie (diffusion limitée).

DUDLEY J. W., 1964. A genetic evaluation of methods utilizing heterozygosis and dominance in autotetraploïds. *Crop. Sci.*, **4**, 4, 410-413.

GALLAIS A., 1967 (*a*) . Modèle pour l'étude des effets génétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 229-242.

GALLAIS A., 1967 (*b*). Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des génération de multiplication I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 291-301.

GALLAIS A. 1967 (*c*). Moyennes des populations tétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 215-228.

GALLAIS. A., 1968. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **18**, 1, 5-15.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en Génétique.* Thèse Fac. Sci. Paris.

GUY P., 1966. Étude de l'évolution de quelques structures autotétraploïdes au cours des générations de multiplication. *Genet. Agr.*, **20**, 56-65.

GUY P., GENIER G., 1967. Structure et évolution au cours des générations de multiplication en panmixie d'un hybride autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 3, 277-290.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics.* J. Wiley, 545 p.

LEVINGS C. S., DUDLEY J. W., ALEXANDER D. E., 1967. Inbreeding and crossing in autotétraploïd maïze. *Crop. Sci.*, **7**, 1, 72-73.

MALECOT G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité.* 63 p. Masson et Cie.

REBISCHUNG J. Effet de la consanguinité sur *Dactylis glomerata* (données non publiées).

SCHULTZ H. K., 1941. A study of methods of breeding orchard grass : *Dactylis glomerata* L. *J. Amer. Soc. Agron.*, **33**, 546-558.

THEURER J. C., ELLING L. J., 1964. Comparative performance of diallel crosses and related second generation synthetics of Alfalfa. III. Forage yield. *Crop Sci.*, **4**, 25-28.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (2), 125-138.

TWO METHODS FOR ESTIMATING RECOMBINATION FRACTIONS, COINCIDENCE AND PENETRANCE OF — OR SELECTION AGAINST — ONE GENE IN A THREE-POINT TESTCROSS

M.-A. DALEBROUX (1) and K. KOJIMA (2)

Department of Genetics,
North Carolina State University at Raleigh,
Raleigh, North Carolina (U.S.A.)

SUMMARY

The authors present two methods for estimating recombination fractions, coincidence and penetrance in a three-point testcross when one gene (*x*) is only partially penetrant.

The case is also considered where, instead of facing partial penetrance, the *x*/*x* individuals are selectively eliminated in a proportion *s*.

INTRODUCTION

BAILEY (1) proposed a procedure for analyzing three-point testcross data when one gene is only partially penetrant. However, he did not consider the case in which cross-over interference takes place. The importance of interference should by no means be disregarded since (*i*) mapping is usually made for genes which are more or less closely linked, and (*ii*) if so, then at least some interference is expected to occur.

KOJIMA and DALEBROUX (3) also presented a method for handling a set of such testcross data, but they did not consider interference either.

(1) Member of the European Atomic Energy Community (EURATOM), Department of Biology. Present address : I. N. R. A. — B. V. 1540, 21-Dijon R. P., France.

(2) Present address : Department of Zoology, University of Texas, Austin, Texas, U. S. A.

This publication is authorized by the Biology Division of EURATOM under the number 345.

STEVENS (4) tackled the problem of interference but, in this case, all three genes were supposed to be fully penetrant.

In this paper, two methods will be presented which deal with the problem of interference, penetrance and selection against individuals carrying a gene in homozygous state.

PRELIMINARY REMARKS

Consider a stock with recessive mutant genes at three linked homozygous loci : *a*, *b* and *x*, where *x* is supposed to have incomplete penetrance. The wild type stock for these loci is denoted by + signs. The F_1 from these two stocks is backcrossed to the triple mutant stock. Two cases are to be considered, namely :

(*i*) the *x* locus is located between *a* and *b* loci,
(*ii*) the *x* locus lies outside of the *a*-*b* segment.

TABLE I

a-x-b arrangement

Phenotypes	Expected numbers		Observed numbers
Double recombinants			
+ *x* +	$\frac{1}{2}\,cpq(1-y)\mathrm{N}$	$cpq\mathrm{N} + \frac{1}{2}(1-p-q)y\mathrm{N}$	n_1
a + *b*	$\frac{1}{2}\,cpq\mathrm{N} + \frac{1}{2}(1-p-q+cpq)y\mathrm{N}$		n_2
Recombinants for *a*-*x* but not for *x*-*b* segments			
+ *x* *b*	$\frac{1}{2}\,p(1-cq)(1-y)\mathrm{N}$	$p(1-cq)\mathrm{N} + \frac{1}{2}(q-p)y\mathrm{N}$	n_3
a + +	$\frac{1}{2}\,p(1-cq)\mathrm{N} + \frac{1}{2}q(1-cp)y\mathrm{N}$		n_4
Recombinants for *x*-*b* but not for *a*-*x* segments			
a *x* +	$\frac{1}{2}\,q(1-cp)(1-y)\mathrm{N}$	$q(1-cp)\mathrm{N} - \frac{1}{2}(q-p)y\mathrm{N}$	n_5
+ + *b*	$\frac{1}{2}\,q(1-cp)\mathrm{N} + \frac{1}{2}p(1-cq)y\mathrm{N}$		n_6
Non recombinants			
a *x* *b*	$\frac{1}{2}\,(1-p-q+cpq)(1-y)\mathrm{N}$	$(1-p-q+cpq)\mathrm{N} - \frac{1}{2}(1-p-q)y\mathrm{N}$	n_7
+ + +	$\frac{1}{2}\,(1-p-q+cpq)\,\mathrm{N} + \frac{1}{2}\,cpqy\mathrm{N}$		n_8
Totals	N	N	N

If there is no interference, then a chi-square test can be performed to distinguish the two cases from one another (3). When interference is present, this test is not appropriate. However, it can be seen from Tables 1 and 2 that, among the progeny with the double recombinants (least numerous classes), the *x* phenotype is alone and the *a* and *b* phenotypes are associated in the same individual for the *a-x-b* arrangement, while the two least numerous classes are the *x* and *b* association and the *a* phenotype alone for the alternative arrangement. The symbols used in Tables 1 and 2 have the following meanings :

c : coincidence between the two segments involved ;
p : recombination fraction between the left-most and center loci ;
q : recombination fraction between the center and right-most loci ;
y : fraction of *x*/*x* individuals miscounted as wild type ;
1 — *y* = penetrance index ;
N : total number of individuals observed.

TABLE 2

x-a-b arrangement

Phenotypes	Expected numbers		Observed numbers
Double recombinants			
$x + b$	$\frac{1}{2}\,cpq(1-y)N$	$cpqN + \frac{1}{2}\,q(1-2\,cp)yN$	n_1
$+ a +$	$\frac{1}{2}\,cpqN + \frac{1}{2}q(1-cp)yN$		n_2
Recombinants for *x-a* but not for *a-b* segments			
$x + +$	$\frac{1}{2}p(1-cq)(1-y)N$	$p(1-cq)N + \frac{1}{2}(1-2\,p-q+2\,cpq)yN$	n_3
$+ a\ b$	$\frac{1}{2}p(1-cq)N + \frac{1}{2}(1-p-q+cpq)yN$		n_4
Recombinants for *a-b* but not for *x-a* segments			
$x\ a +$	$\frac{1}{2}\,q(1-cp)(1-y)N$	$q(1-cp)N - \frac{1}{2}\,q(1-2\,cp)yN$	n_5
$+ + b$	$\frac{1}{2}\,q(1-cp)N + \frac{1}{2}\,cpqyN$		n_6
Non recombinants			
$x\ a\ b$	$\frac{1}{2}(1-p-q+cpq)(1-y)N$	$(1-p-q+cpq)N - \frac{1}{2}(1-2\,p-q+2\,cpq)yN$	n_7
$+ + +$	$\frac{1}{2}(1-p-q+cpq)N + \frac{1}{2}\,p(1-cq)yN$		n_8
Totals	N	N	N

It is possible that selection against the x/x genotype is taking place instead of lack of penetrance, when there is a lack of the x phenotype individuals. The decision as to whether one is dealing with one situation or the other can be made as follows.

Set up Tables 3 and 4, listing the expected and observed numbers of $[ab]$, $[+\ +]$, $[a\ +]$ and $[+\ b]$ phenotypes for both penetrance and selection situations. The letter s in these tables denotes the selection coefficient against the x/x individuals. It can be seen that, in the case of penetrance,

$$E(P) = E(Q) \tag{1}$$

and

$$E(R) = E(S) \tag{2}$$

for both a-x-b and x-a-b arrangements, while in the case of selection,

$$E(P) - E(Q) = \frac{s}{2 - s}(p + q - 1)N \tag{3}$$

$$E(R) - E(S) = \frac{s}{2 - s}(p - q)N \tag{4}$$

for the a-x-b arrangement, and

$$E(P) - E(Q) = \frac{s}{2 - s}[2p(1 - cq) + q - 1]N \tag{5}$$

$$E(R) - E(S) = \frac{s}{2 - s}q(2cp - 1)N \tag{6}$$

for the x-a-b arrangement.

Let $P + Q = V$ and $R + S = W$;

then

$$\chi_2^2 = 4\left[\frac{(P - \frac{1}{2}V)^2}{V} + \frac{(R - \frac{1}{2}W)^2}{W}\right]$$

If the above χ_2^2 statistic is not significant at the chosen probability level, then penetrance should be claimed. If, on the other hand, the χ_2^2 statistic is significant, then it should be assumed that the x/x individuals are selectively eliminated.

However, if p and q are very small (consequently, c being also very small) and about equal, then equations (3), (4), (5) and (6) become approximately :

$$\frac{s}{2 - s}(2p - 1)N \tag{3'}$$

$$0 \tag{4'}$$

$$\frac{s}{2 - s}(3p - 1)N \tag{5'}$$

$$-\frac{s}{2 - s}pN \tag{6'}$$

TABLE 3

a-x-b arrangement

Phenotypes		Expected numbers				Observed numbers	
		Penetrance $(1 - y)$		Selection (s)			
[*a* *b*]	*a* *x* *b*	$\frac{1}{2}(1-p-q+cpq)(1-y)N$		$\frac{1}{2-s}(1-p-q+cpq)(1-s)N$			
	+	+	$= \frac{1}{2}(1-p-q+2cpq)N$	+	$= \frac{1}{2-s}[(1-p-q+cpq)(1-s)+cpq]N$	P	
	a + *b*	$\frac{1}{2}cpqN + \frac{1}{2}(1-p-q+cpq)yN$		$\frac{1}{2-s}cpqN$			
[+ +]	+ *x* +	$\frac{1}{2}cpq(1-y)N$		$\frac{1}{2-s}cpq(1-s)N$			
	+	+	$= \frac{1}{2}(1-p-q+2cpq)N$	+	$= \frac{1}{2-s}[(1-p-q+cpq)+cpq(1-s)]N$	Q	
	+ + +	$\frac{1}{2}(1-p-q+cpq)N + \frac{1}{2}cpqyN$		$\frac{1}{2-s}(1-p-q+cpq)N$			
[*a* +]	*a* *x* +	$\frac{1}{2}q(1-cp)(1-y)N$		$\frac{1}{2-s}q(1-cp)(1-s)N$			
	+	+	$= \frac{1}{2}(p+q-2cpq)N$	+	$= \frac{1}{2-s}[p(1-cq)+q(1-cp)(1-s)]N$	R	
	a + +	$\frac{1}{2}p(1-cq)N + \frac{1}{2}q(1-cp)yN$		$\frac{1}{2-s}p(1-cq)N$			
[+ *b*]	+ *x* *b*	$\frac{1}{2}p(1-cq)(1-y)N$		$\frac{1}{2-s}p(1-cq)(1-s)N$			
	+	+	$= \frac{1}{2}(p+q-2cpq)N$	+	$= \frac{1}{2-s}[q(1-cp)+p(1-cq)(1-s)]N$	S	
	+ + *b*	$\frac{1}{2}q(1-cp)N + \frac{1}{2}p(1-cq)yN$		$\frac{1}{2-s}q(1-cp)N$			
Totals		N		N		N	

TABLE 4

x-a-b arrangement

Phenotypes	Expected numbers			Observed numbers
	Penetrance $(1 - y)$		Selection (s)	
$x\ a\ b$	$\frac{1}{2}(1 - p - q + cpq)\ (1 - y)\mathrm{N}$		$\frac{1}{2 - s}(1 - p - q + cpq)(1 - s)\mathrm{N}$	
$[a\ b]\ +$	$+$	$= \frac{1}{2}(1 - q)\mathrm{N}$	$+$	$= \frac{1}{2 - s}[(1 - p - q + cpq)(1 - s) + p(1 - cq)]\mathrm{N}$ P
$+\ a\ b$	$\frac{1}{2}p(1 - cq)\mathrm{N} + \frac{1}{2}(1 - p - q + cpq)y\mathrm{N}$		$\frac{1}{2 - s}p(1 - cq)\mathrm{N}$	
$x\ +\ +$	$\frac{1}{2}p(1 - cq)(1 - y)\mathrm{N}$		$\frac{1}{2 - s}p(1 - cq)(1 - s)\mathrm{N}$	
$[+\ +]\ +$	$+$	$= \frac{1}{2}(1 - q)\mathrm{N}$	$+$	$= \frac{1}{2 - s}[(1 - p - q + cpq) + p(1 - cq)(1 - s)]\mathrm{N}$ Q
$+\ +\ +$	$\frac{1}{2}(1 - p - q + cpq)\mathrm{N} + \frac{1}{2}p(1 - cq)y\mathrm{N}$		$\frac{1}{2 - s}(1 - p - q + cpq)\mathrm{N}$	
$x\ a\ +$	$\frac{1}{2}q(1 - cp)(1 - y)\mathrm{N}$		$\frac{1}{2 - s}q(1 - cp)(1 - s)\mathrm{N}$	
$[a\ +]\ +$	$+$	$= \frac{1}{2}q\mathrm{N}$	$+$	$= \frac{1}{2 - s}[q(1 - cp)(1 - s) + cpq]\mathrm{N}$ R
$+\ a\ +$	$\frac{1}{2}cpq\mathrm{N} + \frac{1}{2}q(1 - cp)y\mathrm{N}$		$\frac{1}{2 - s}cpq\mathrm{N}$	
$x\ +\ b$	$\frac{1}{2}cpq(1 - y)\mathrm{N}$		$\frac{1}{2 - s}cpq(1 - s)\mathrm{N}$	
$[+\ b]\ +$	$+$	$= \frac{1}{2}q\mathrm{N}$	$+$	$= \frac{1}{2 - s}[q(1 - cp) + cpq(1 - s)]\mathrm{N}$ S
$+\ +\ b$	$\frac{1}{2}q(1 - cp)\mathrm{N} + \frac{1}{2}cpqy\mathrm{N}$		$\frac{1}{2 - s}q(1 - cp)\mathrm{N}$	
	N		N	N

Therefore, it seems safer to perform a chi-square test based on a single degree of freedom :

$$\chi_1^2 = \frac{4\left(P - \frac{1}{2}V\right)^2}{V}$$

Since this chi-square has only one degree of freedom, it should be adjusted for continuity.

When the case is determined with respect to selection *vs* penetrance, one can proceed to estimate the parameters involved. One method is based on simple linear functions of the observed numbers ; the second method is a maximum likelikood approach.

THE FIRST METHOD

1. *a-x-b arrangement ; x/x partially penetrant*

Consider Table 1 and let

$$A = \frac{n_1 + n_3 + n_5 + n_7}{N} \qquad B = \frac{n_1 + n_2 + n_3 + n_4}{N},$$

$$C = \frac{n_1 + n_2 + n_5 + n_6}{N} \text{ and } D = \frac{n_1 + n_2 + n_7 + n_8}{N}.$$

The expected values of the quantities above are

$$E(A) = \frac{1}{2}(1 - y)$$

$$E(B) = \frac{1}{2}y(1 - 2p) + p,$$

$$E(C) = \frac{1}{2}y(1 - 2q) + q,$$

and

$$E(D) = 1 - p - q + 2cpq.$$

Hence, the estimates of y, p, q and c are :

$$\hat{y} = 1 - 2A$$

$$\hat{p} = \frac{2B - \hat{y}}{2(1 - \hat{y})}$$

$$\hat{q} = \frac{2C - \hat{y}}{2(1 - \hat{y})}$$

$$\hat{c} = \frac{D + \hat{p} + q - 1}{2\hat{p}\hat{q}}$$

and their respective sampling variances are estimated by :

$$\frac{4A\ (1 - A)}{N},$$

$$\frac{1}{N(1-\hat{y})^2}\left[B(1-B) + \frac{(1-2B)^2}{(1-\hat{y})^2}A(1-A)\right] \quad \text{(approx.)},$$

$$\frac{1}{N(1-\hat{y})^2}\left[C(1-C) + \frac{(1-2C)^2}{(1-\hat{y})^2}A(1-A)\right] \quad \text{(approx.)},$$

$$\frac{1}{4N\hat{p}^2\hat{q}^2}\left\{D(1-D) + \frac{1}{4A^2}\left[(1-2\widehat{cq})^2 B(1-B) + (1-2\widehat{cp})^2 C(1-C)\right]\right.$$
$$\left. + \frac{1-A}{16A^3}\left[(1-2\widehat{cq})\ (1-2B) + (1-2\widehat{cp})\ (1-2C)\right]^2\right\} \quad \text{(approx.)}.$$

2. *x-a-b arrangement ; x/x partially penetrant*

Consider Table 2, and let A, B, C and D be the same functions of the n_i's as in the previous section. Then,

$$E(A) = \frac{1}{2}(1-y),$$

$$E(B) = \frac{1}{2}y\ (1-2p) + p,$$

$$E(C) = q,$$

and

$$E(D) = (1-y)(1-p-q+2cpq) + \frac{1}{2}y$$

Therefore,

$$\hat{y} = 1 - 2A$$

$$\hat{p} = \frac{2B - \hat{y}}{2(1-\hat{y})}$$
$$= C,$$

$$\hat{c} = \frac{D - (1-\hat{y})(1-\hat{p}-\hat{q}) - \frac{1}{2}\hat{y}}{2\,\hat{p}\hat{q}(1-\hat{y})},$$

and the sampling variances are estimated by

$$\frac{4A(1-A)}{N},$$

$$\frac{1}{N(1-\hat{y})^2}\left[B(1-B) + \frac{(1-2B)^2}{(1-\hat{y})^2}A\ (1-A)\right] \quad \text{(approx.)},$$

$$\frac{C(1-C)}{N},$$

$$\frac{1}{16\widehat{p}^2\widehat{q}^2A^2N}\left\{D(1-D)+(1-2\widehat{cq})^2B(1-B)+4A^2(1-2\widehat{cp})^2C(1-C)\right.$$
$$\left.+\frac{1-A}{4A}\left[(1-2\widehat{cq})(1-2B)+(1-2D)\right]^2\right\}\text{ (approx.),}$$

respectively.

The case in which selection pressure is acting against the x/x genotype will be considered later on in the fifth section.

THE SECOND METHOD

This method in an attempt to solve the problem by means of maximum likelihood functions.

1. *a-x-b arrangement*; *x/x partially penetrant*

Consider Table 1 and arrange the data as follows :

Expected numbers	Observed numbers
$\frac{1}{2}p(1-y)N$	$n_1+n_3=\alpha$
$\left[\frac{1}{2}q+\frac{1}{2}y(1-q)\right]N$	$n_2+n_6=\beta$
$\frac{1}{2}(1-y)(1-p)N$	$n_5+n_7=\gamma$
$\left[\frac{1}{2}(1-q)+\frac{1}{2}qy\right]N$	$n_4+n_8=\delta$
N	N

The likelihood function is

$$L=\binom{N}{\alpha,\beta,\gamma,\delta}\left[\frac{1}{2}p(1-y)\right]^{\alpha}\left[\frac{1}{2}q+\frac{1}{2}y(1-q)\right]^{\beta}$$
$$\left[\frac{1}{2}(1-y)(1-p)\right]^{\gamma}\left[\frac{1}{2}(1-q)+\frac{1}{2}qy\right]^{\delta}$$

Now, solving the following equations,

$$\frac{\partial\, ln\, L}{\partial p}=\frac{\alpha}{p}-\frac{\gamma}{1-p}=0$$
$$\frac{\partial\, ln\, L}{\partial q}=\frac{\beta(1-y)}{q+y(1-q)}-\frac{\delta(1-y)}{(1-q)+qy}=0$$
$$\frac{\partial\, ln\, L}{\partial y}=-\frac{\alpha}{1-y}+\frac{\beta(1-q)}{q+y(1-q)}-\frac{\gamma}{1-y}+\frac{\delta q}{(1-q)+qy}=0$$

for p, q and y respectively, we have :

$$\hat{p} = \frac{\alpha}{\alpha + \gamma},$$

$$\hat{q} = \frac{\beta - \delta\hat{y}}{(\beta + \delta)(1 - \hat{y})},$$

$$\hat{y} = \frac{\beta + \delta - \alpha - \gamma}{N}.$$

The information matrix, I_{ij}, is

$$\frac{N}{2[q(1-q)(1-y)^2 + y]} \begin{bmatrix} p & q & y \\ \frac{(1-y)[q(1-q)(1-y)^2 + y]}{p(1-p)} & 0 & 0 \\ 0 & (1+y)(1-y)^2 & (1-y)(1-2q) \\ 0 & (1-y)(1-2q) & \frac{1-2q(1-q)(1-y)}{1-y} \end{bmatrix}$$

Therefore, the variance-covariance matrix, I_{ij}^{-1}, is

$$\frac{1}{N} \begin{bmatrix} \frac{2p(1-p)}{1-y} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{2[y + q(1-q)(1-y)^2] + (1-y)(1-2q)^2}{(1+y)(1-y)^2} & 2q-1 \\ 0 & 2q-1 & 1-y^2 \end{bmatrix}$$

The coincidence coefficient, c, is estimated by the first method, namely :

$$\hat{c} = \frac{D + \hat{p} + \hat{q} - 1}{2\hat{p}\hat{q}},$$

with estimated sampling variance :

$$\frac{1}{4\hat{p}^2\hat{q}^2N}\left\{D(1-D) + \frac{1}{1-\hat{y}}\left[2\hat{p}(1-\hat{p})(1-2\widehat{cq})^2 + (1-2\widehat{cp})^2\frac{2[\hat{y} + \hat{q}(1-\hat{q})(1-\hat{y})^2] + (1-\hat{y})(1-2q)^2}{1-\hat{y}^2} + \frac{8(1-2\widehat{cq})(n_1n_5 - n_3n_7)}{N^2(1-\hat{y})} + \frac{8(1-2\widehat{cp})(n_2n_4 - n_6n_8)}{N^2(1+\hat{y})}\right]\right\} \text{ (approx.)}$$

2. x-a-b arrangement; x/x partially penetrant

Consider Table 2 and arrange the data as follows :

Expected numbers	Observed numbers
$\frac{1}{2}p(1-y)\,N$	$n_1 + n_3 = \alpha$
$\frac{1}{2}q(1+y)\,N$	$n_2 + n_6 = \beta$
$\frac{1}{2}(1-p)(1-y)\,N$	$n_5 + n_7 = \gamma$
$\frac{1}{2}(1-q)(1+y)\,N$	$n_4 + n_8 = \delta$
N	N

The likelihood function is

$$L = \binom{N}{\alpha,\beta,\gamma,\delta}\left[\frac{1}{2}p(1-y)\right]^{\alpha}\left[\frac{1}{2}q(1+y)\right]^{\beta}\left[\frac{1}{2}(1-p)(1-y)\right]^{\gamma}\left[\frac{1}{2}(1-q)(1+y)\right]^{\delta}$$

Solving the following equations,

$$\frac{\partial\, lnL}{\partial p} = \frac{\alpha}{p} - \frac{\gamma}{1-p} = 0$$

$$\frac{\partial\, lnL}{\partial q} = \frac{\beta}{q} - \frac{\delta}{1-q} = 0$$

$$\frac{\partial\, lnL}{\delta y} = -\frac{\alpha}{1-y} + \frac{\beta}{1+y} - \frac{\gamma}{1-y} + \frac{\delta}{1+y} = 0$$

for p, q and y respectively, we have :

$$\hat{p} = \frac{\alpha}{\alpha+\gamma},$$

$$\hat{q} = \frac{\beta}{\beta+\delta},$$

$$\hat{y} = \frac{\beta+\delta-\alpha-\gamma}{N}.$$

The information matrix, I_{ij}, *is*

$$N\begin{bmatrix} & p & q & y \\ & \frac{1-y}{2p(1-p)} & 0 & 0 \\ & 0 & \frac{1+y}{2q(1-q)} & 0 \\ & 0 & 0 & \frac{1}{1-y^2} \end{bmatrix},$$

and the variance-covariance matrix, I^{-1}_{ij} is

$$\frac{1}{N}\begin{bmatrix} \frac{2p(1-p)}{1-y} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{2q(1-q)}{1+y} & 0 \\ 0 & 0 & 1-y^2 \end{bmatrix}$$

The coincidence coefficient, c, estimated by means of the first method, is

$$\hat{c} = \frac{D - (1-\hat{y})(1-\hat{p}-\hat{q}) - \frac{1}{2}\hat{y}}{2\hat{p}\hat{q}(1-\hat{y})},$$

and its estimated sampling variance is

$$\frac{1}{4\hat{p}^2\hat{q}^2(1-\hat{y})^2N}\Big[D(1-D) + 2\hat{p}(1-\hat{p})(1-\hat{y})(1-2\widetilde{cq})^2 + \frac{8q(1-\hat{q})(1-2\widetilde{cp})^2(1-\hat{y})^3 + (1-2D)^2(1+y)^2}{4(1-\hat{y}^2)} + \frac{8(1-2\widetilde{cq})(n_1n_5 - n_3n_7)}{N^2(1-\hat{y})} + \frac{8(1-2\widetilde{cp})(1-\hat{y})(n_2n_4 - n_6n_8)}{N^2(1+\hat{y})^2}\Big]$$

(approx.)

SELECTION PRESSURE

1. *a-x-b arrangement; x/x selected against*

Consider Table 3 and arrange the data as follows :

Phenotypes	Expected numbers	Observed numbers
$+ \; x \; +$ and $a \; + \; b$	$cpqN$	$n_1 + n_2 = N_{12}$
$+ \; x \; b$ and $a \; + \; +$	$p(1-cq)N$	$n_3 + n_4 = N_{34}$
$a \; x \; +$ and $+ \; + \; b$	$q(1-cp)N$	$n_5 + n_6 = N_{56}$
$a \; x \; b$ and $+ \; + \; +$	$\frac{(1-p-q+cpq)N}{N}$	$\frac{n_7 + n_8 = N_{78}}{N}$

The Maximum Likelihood estimates for p, q and c are [e. g. see KOJIMA (2)] :

$$\hat{p} = \frac{N_{12} + N_{34}}{N},$$

$$\hat{q} = \frac{N_{12} + N_{56}}{N},$$

$$\hat{c} = \frac{N_{12}N}{(N_{12} + N_{34})(N_{12} + N_{56})}$$

The respective sampling variances are estimated by

$$\frac{\hat{p}(1 - \hat{p})}{N}$$

$$\frac{\hat{q}(1 - \hat{q})}{N}$$

and $\frac{\hat{c}}{\hat{p}\hat{q}N}(1 - \hat{c}\hat{p} - \hat{c}\hat{q} - \hat{c}\hat{p}\hat{q} + 2\,\hat{c}^2\hat{p}\hat{q})$

The selection coefficient, s, remains to be estimated. This is done by solving the following equation :

$$(1 - s) \doteq \frac{n_1 + n_3 + n_5 + n_7}{n_2 + n_4 + n_6 + n_8} = \frac{A}{N - A}$$

$\frac{A}{N - A}$ is nothing but the ratio of all phenotypes showing x over those which do not show x.

The sampling variance of $\hat{s}$ is

$$\frac{NA}{(N - A)^3} \text{ (approx.)}$$

2. x-a-b arrangement ; x/x selected against

From Table 4, the phenotypes are arranged as follows :

Phenotypes	Expected numbers	Observed numbers
$x + b$ and $+ a +$	cpqN	$n_1 + n_2 = N_{12}$
$x + +$ and $+ a b$	$p(1 - cq)$N	$n_3 + n_4 = N_{34}$
$x a +$ and $+ + b$	$q(1 - cp)$N	$n_5 + n_6 = N_{56}$
$x a b$ and $+ + +$	$(1 - p - q + cpq)$N	$n_7 + n_8 = N_{78}$

The estimates of p, q, c, and s are found by the same formulae as those used for the *a-x-b* arrangement.

Reçu pour publication en janvier 1968

RÉSUMÉ

DEUX MÉTHODES PERMETTANT D'ÉVALUER LES FRACTIONS DE RECOMBINAISON, LA COÏNCIDENCE ET LA PÉNÉTRANCE D'UN GÈNE

Une méthode classique de calcul des distances géniques est celle du *testcross*. Le *testcross* le plus souvent pratiqué est le *testcross* à trois points.

Cette méthode consiste à déterminer les distances relatives d'un facteur, dont on ne connaît pas la position exacte sur un chromosome donné, à deux facteurs se trouvant sur le même chromosome. On a l'habitude d'exprimer ces distances géniques en pourcentages de recombinaison. Considérons par exemple un triple mutant récessif $a/a\ b/b\ x/x$, où x est le gène dont on ne connaît pas l'emplacement sur le chromosome portant a et b. On croise ce triple récessif avec un individu normal $+/+\ +/+\ +/+$ pour obtenir une F_1 de formule génotypique $+/a\ +/b\ +/x$. A son tour, cette F_1 est croisée avec le triple récessif $a/a\ b/b\ x/x$.

Les formules employées pour déterminer les distances géniques relatives, que l'on prenne ou non en considération un paramètre de coïncidence, ne sont valables que si l'on est en présence de gènes à pénétrance complète. Par contre, si l'un des gènes considérés n'a pas une pénétrance complète, ou si les individus porteurs de ce gène à l'état homozygote sont soumis à une force de sélection contraire, les formules courantes sont invalidées.

Le but de cet article est de présenter deux méthodes de détermination des distances géniques relatives entre trois facteurs liés dont l'un n'est pas totalement pénétrant. Le paramètre de coïncidence est toujours introduit : en effet, le *testcross* est fait d'habitude pour des gènes qui sont liés plus ou moins sévèrement, auquel cas on se trouve devant un phénomène d'interférence d'autant plus grand que les loci sont plus rapprochés les uns des autres.

Il convient, bien entendu, de distinguer le cas où, au lieu d'avoir affaire à un facteur à pénétrance incomplète, on se trouve devant une situation dans laquelle les individus x/x sont sélectivement éliminés. De plus, il faut reconnaître si x se trouve à l'intérieur ou à l'extérieur du segment *a-b*.

Les deux méthodes présentées sont les suivantes :

1. utilisation de combinaisons linéaires entre les classes phénotypiques du *testcross* ;
2. emploi de la méthode du « Maximum de Vraisemblance ».

Les moyens sont proposés, d'une part pour distinguer le cas de pénétrance incomplète de celui de l'élimination sélective, d'autre part pour déterminer le type d'arrangement relatif des gènes sur le chromosome (*a b x* ou *a x b*).

REFERENCES

(1) BAILEY, N. T. J., 1961. *Introduction to the Mathematical Theory of Genetic Linkage*. 298 p. Oxford University Press, London.

(2) KOJIMA K., 1961. A note on crossover coincidence. *Amer. Naturalist*, **95**, 324-326.

(3) KOJIMA K., DALEBROUX M. A., 1965. A procedure for analyzing three-point test data when one gene shows low penetrance. *Drosophila Inform. Serv.*, **40**, 49-52.

(4) STEVENS W. L., 1936. The analysis of interference. *J. Genet.*, **32**, 51-64.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (2), 139-157.

DERNIERS RÉSULTATS DE L'ÉTUDE D'UN CROISEMENT DIALLÈLE CHEZ L'ORGE

R. BERBIGIER
avec la collaboration technique de J.-P. BONNAUD

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif central, 63 - Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Dans un croisement diallèle, chez l'orge, nous avons étudié l'hérédité du rendement et estimé les valeurs-hybrides à partir d'essais de « F_3 mélanges ». Les résultats obtenus sont comparés à ceux que fournit l'étude d'un essai de F_1. Certaines problèmes restent à résoudre : signification des valeurs-hybrides spécifiques, légitimité de l'emploi de générations en disjonctions pour prédire les valeurs de sélection. Un modèle expérimental est proposé.

INTRODUCTION

Cet article est destiné à mettre un point final à l'étude d'un croisement diallèle chez l'Orge, étude entreprise depuis 1959 et qui a déjà fait l'objet de deux publications (BERBIGIER, 1964 et 1966).

Nous désirions explorer les possibilités que peuvent offrir les méthodes biométriques dans le domaine de l'amélioration des caractères à variation continue et, singulièrement, du plus complexe d'entre eux, le rendement.

Des résultats intéressants ont été obtenus ; toutefois, de nouvelles expériences doivent encore être réalisées avant qu'on puisse décider si les croisements diallèles constituent, ou non, un instrument efficace de l'amélioration du rendement, chez l'Orge.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Comme nous l'avions fait en 1965, nous avons réalisé, en 1966, un essai en blocs comportant douze répétitions. Dans cet essai, figuraient les quatre parents de notre croisement diallèle, *Piroline*, *Rika*, *Carlsberg II*, *Proctor*, et les six « F_3 mélanges » issues de F_2 sans sélection. Les parcelles d'essai avaient une surface de 5,25 m² et nous avions semé 133 grains par m².

Utilisant les résultats de cet essai, nous avons étudié le mode d'action des gènes contrôlant le rendement par la méthode de HAYMAN (HAYMAN, 1954). Puis nous avons regroupé les résultats des deux années, 1965 et 1966, afin d'effectuer une analyse d'ensemble :

— de l'hérédité du rendement par la méthode de HAYMAN ;

— des valeurs-hybrides par une des méthodes de GRIFFING [modèle 1 (EISENHART, 1947) de la méthode 2 (GRIFFING, 1956)].

Enfin, nous avons repris les résultats d'un essai de F_1 réalisé en 1959 et nous avons comparé les valeurs-hybrides estimées à partir de cet essai avec celles que nous avions estimées à partir des essais de « F_3 mélanges ».

RÉSULTATS

1. *Étude du mode d'action des gènes ayant contrôlé le rendement, en 1966*

TABLEAU I

Code de l'essai
(ce code est identique à celui qui a été utilisé en 1965)

Numéro	« Variétés »
1	*Proctor* × *Carlsberg II*
2	*Rika* × *Piroline*
3	*Carlsberg II* × *Rika*
4	*Piroline*
5	*Proctor*
6	*Proctor* × *Rika*
7	*Proctor* × *Piroline*
8	*Carlsberg II* × *Piroline*
9	*Rika*
10	*Carlsberg II*

TABLEAU 2

Rendements parcellaires en K

« Variétés »	Blocs											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	2,00	1,97	2,19	2,29	2,15	2,16	2,12	2,21	2,17	1,96	2,00	1,86
2	2,64	2,69	2,79	2,69	2,75	2,56	2,63	2,45	2,58	2,46	2,50	2,54
3	2,14	2,05	2,03	2,18	2,14	2,31	1,92	2,16	2,00	2,08	2,00	2,02
4	2,66	2,82	2,72	2,70	2,51	2,32	2,77	2,37	2,69	2,55	2,69	2,54
5	2,20	2,39	2,20	2,29	2,32	2,07	1,87	2,32	2,25	2,19	2,19	2,21
6	2,43	2,48	2,53	2,38	2,42	2,36	2,38	2,42	2,19	2,10	2,24	2,30
7	2,21	2,68	2,75	2,52	2,59	2,50	2,49	2,49	2,53	2,46	2,69	2,53
8	2,36	2,49	2,40	2,66	2,51	2,47	2,39	2,65	2,54	2,27	2,34	2,33
9	2,54	2,65	2,56	2,10	2,51	2,35	2,41	2,47	2,32	2,25	2,45	2,41
10	1,81	1,73	1,79	1,93	1,81	1,72	1,79	1,75	1,77	1,70	1,62	1,57

TABLEAU 3

Variétés	Rendements parcellaires moyens (en K)
Piroline	2,612
Rika × *Piroline*	2,607
Proctor × *Piroline*	2,537
Carlsberg II × *Piroline*	2,451
Rika	2,418
Proctor × *Rika*	2,352
Proctor	2,208
Proctor × *Carlsberg II*	2,090
Carlsberg II × *Rika*	2,086
Carlsberg II	1,749

Le tableau 4 présente l'analyse de la variance et le tableau 5, la comparaison des variances. La comparaison des « variétés » à l'aide du critère de Duncan figure dans le tableau 6. Elle permet de distinguer six groupes de signification.

TABLEAU 4

Source de variation	Nombre de degrés de liberté	Variance
Blocs	11	0,040 151
« Variétés »	9	0,916 371
Erreur	99	0,013 678

TABLEAU 5

	Valeur de F au seuil 0,05	Valeur de F au seuil 0,01
F « blocs » = 2,935	1,75-2,10	2,19-2,82
F « Variétés » = 66,996..	—	—

TABLEAU 6

Piroline
Rika × *Piroline*
Proctor × *Piroline*
Carlsberg II × *Piroline*
Rika
Proctor × *Rika*
Proctor
Proctor × *Carlsberg II*
Carlsberg II × *Rika*
Carlsberg II

L'analyse de variance présentée dans le tableau 7 permet d'éprouver l'interaction possible « génotype × blocs ».

TABLEAU 7

Source de variation	Somme de carrés	Nombre de degrés de liberté	Variance
Erreur	1,354 08		
Additivité	0,003 52	1	0,003 52
Reste	1,350 56	98	0,013 78

On peut présumer qu'il n'y a pas eu d'interaction « génotype × blocs » dans l'étendue de l'essai.

L'analyse du croisement diallèle, selon HAYMAN, montre l'existence d'une interaction de nature particulière, due à l'intervention de *Carlsberg II*. L'élimination de ce parent nous ramène au cas d'additivité. L'analyse de variance présentée dans le tableau 8 permet d'éprouver l'homogénéité des valeurs de la différence $Wr - Vr$ dans le croisement diallèle « partiel » dont les parents sont *Piroline, Rika, Proctor*.

On ne peut présumer qu'il existe des différences significatives entre familles, en ce qui concerne la quantité $Wr - Vr$.

La table diallèle des rendements parcellaires moyens, exprimés en K, est présentée dans le tableau 9. Le tableau 10 donne la variance des moyennes parentales, $V\bar{p}$, les variances et covariances des familles, Vr et Wr.

TABLEAU 8

Source de variation	Nbre de degrés de liberté	Variance	F	F au seuil 0,05
Blocs	11	0,000 544	8,00	2,25
Familles	2	0,000 199	2,92	3,44
Erreur	22	0,000 068		

TABLEAU 9

	Piroline	*Rika*	*Proctor*
Piroline	2,612	2,607	2,537
Rika	2,607	2,418	2,352
Proctor	2,537	2,352	2,208
Total	7,756	7,377	7,097

TABLEAU 10

$V\bar{p} = 0{,}040\,8$

Famille	Vr	Wr
Piroline	0,001 76	0,007 662
Rika	0,017 52	0,025 591
Proctor	0,027 20	0,033 174

L'équation de la parabole-limite est $Wr^2 = 0{,}040\,8\ Vr$ et celle de la droite de régression, $Wr = 1{,}016\ Vr + 0{,}006$.

L'interprétation est la suivante (voir fig. 1) :

— dans le croisement diallèle partiel impliquant *Piroline, Rika, Proctor*, l'expérience n'infirme par l'hypothèse d'absence d'effets épistatiques entre les gènes qui ont contrôlé le rendement.

— en ce qui concerne l'interaction entre allèles, il existe une indication nette de superdominance. Le rapport $\frac{AB}{OB}$ a une valeur sensiblement égale à 0,40 (BERBIGIER, 1966).

— les gènes dominants ont suscité les valeurs élevées du rendement, et le classement des parents, en fonction décroissante du stock de gènes dominants qu'ils possèdent, s'établit comme suit :

Piroline
Rika
Proctor

Remarque : en 1966, l'essai a subi une verse affectant également toutes les variétés et une attaque d'Oïdium. L'attaque parasitaire a, probablement, été sélective. Son importance est traduite dans les chiffres du tableau II (échelle Eucarpia : 1 : pas de dégâts, 9 : feuillage entièrement parasité).

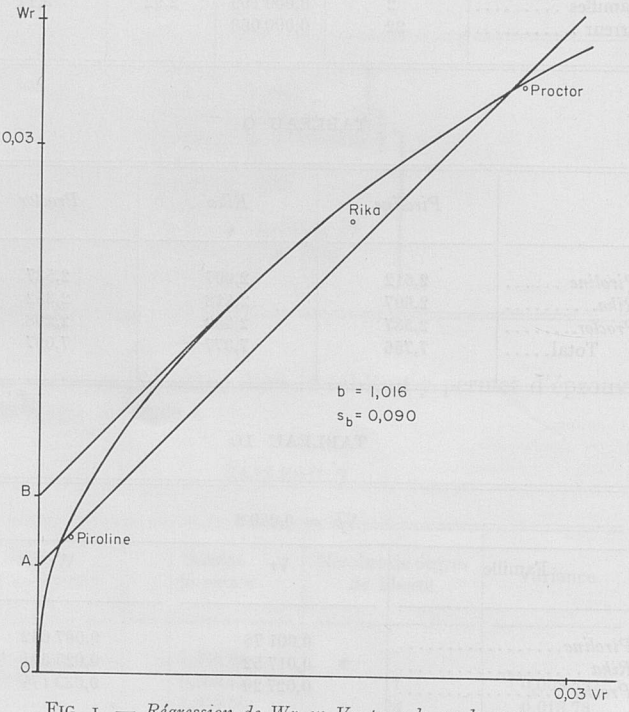


FIG. 1. — *Régression de Wr en Vr pour le rendement* (année 1966)

TABLEAU II

	Piroline	*Rika*	*Carlsberg II*	*Proctor*
Piroline	4,75	4,08	4,50	3,33
Rika.....	4,08	3,67	5,50	4,00
Carlsberg II.....	4,50	5,50	6,17	5,58
Proctor.....	3,33	4,00	5,58	4,83
Moyenne	4,16	4,31	5,44	4,43

2. *Étude du mode d'action des gènes ayant contrôlé le rendement, en 1965 et 1966*

TABLEAU 12

« Variétés »	Rendements parcellaires moyens (en K)
Rika × *Piroline*	2,403
Proctor × *Piroline*	2,395
Piroline	2,392
Carlsberg II × *Piroline*	2,253
Proctor × *Rika*	2,238
Rika	2,226
Proctor	2,085
Carlsberg II × *Rika*	2,031
Proctor × *Carlsberg II*	1,999
Carlsberg II	1,724

TABLEAU 13

Analyse de la variance

Source de variation	Nombre de degrés de liberté	Variance
Blocs	22	0,106 225
Années	1	4,436 320
Variétés	9	1,128 133
Interaction « variété × année »	9	0,107 170
Erreur	198	0,016 208

TABLEAU 14

Comparaison des variances

	Valeur de F au seuil 0,05
F « blocs » = 6,55	1,52
F « années » = 273,71	3,84
F « variétés » = 69,60	1,94
F « interaction » = 6,61	1,94

TABLEAU 15

Comparaison des moyennes « variétales » à l'aide du critère de Duncan

Rika × *Piroline*	]
Proctor × *Piroline*	
Piroline	]
Carlsberg II × *Piroline*	]
Proctor × *Rika*	
Rika	]
Proctor	
Carlsberg II × *Rika*	]
Proctor × *Carlsberg II*	]
Carlsberg II	]

On distingue 5 groupes de signification.

L'analyse de variance présentée dans le tableau 16 permet d'éprouver l'homogénéité des valeurs de la quantité W*r* — V*r* attachées aux différentes familles, pour les années 1965 et 1966.

TABLEAU 16

Source de variation	Nbre de degrés de liberté	Variance	F	F au seuil 0,05
Blocs.....	23	0,002 15	4,57	1,70
Familles	3	0,000 93	1,98	2,75
Erreur	69	0,000 47		

On ne peut donc présumer l'existence de différences significatives entre familles.

La table diallèle des rendements parcellaires moyens, exprimés en K, pour les années 1965 et 1966, est présentée dans le tableau 17. Dans le tableau 18 figurent la variance des moyennes parentales, V*p*, les variances et covariances des familles V*r* et W*r*.

TABLEAU 17

	Piroline	*Rika*	*Carlsberg II*	*Proctor*
Piroline	2,392	2,403	2,253	2,395
Rika.....	2,403	2,226	2,031	2,238
Carlsberg II.....	2,253	2,031	1,724	1,999
Proctor.....	2,395	2,238	1,999	2,085
Total	9,443	8,898	8,007	8,712

TABLEAU 18

$V\bar{p} = 0{,}080\,3$

Famille	Vr	Wr
Piroline	0,005 18	0,018 078
Rika	0,023 16	0,041 492
Carlsberg II	0,049 34	0,061 474
Proctor	0,030 46	0,046 410

L'équation de la parabole-limite est $Wr^2 = 0{,}0803\ Vr$ et celle de la droite de régression, $Wr = 0{,}972\ Vr + 0{,}016$.

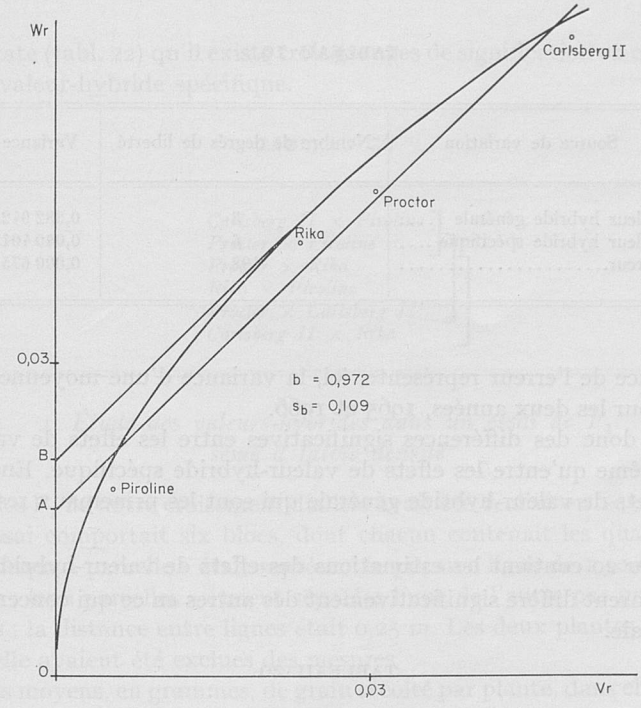


FIG. 2. — *Régression de Wr en Vr pour le rendement* (années 1965 et 1966)

On peut en tirer les conclusions suivantes, pour les années 1965 et 1966 (voir fig. 2) :

— l'expérience n'infirme pas l'hypothèse d'absence d'effets épistatiques à l'intérieur du génotype pour le rendement ;

— l'interaction de nature allélique a relevé de la superdominance. Le rapport $\frac{AB}{OB}$ a une valeur sensiblement égale à 0,23 ;

— les gènes dominants ont été à l'origine des hauts rendements et le classement des parents, en fonction décroissante de leur stock de gènes dominants, s'établit ainsi :

Piroline
Rika
Carlsberg II
Proctor

Piroline semble posséder tous, ou presque tous les dominants impliqués dans le croisement diallèle et *Carlsberg II* à peu près tous les récessifs.

3. *Étude des valeurs-hybrides en 1965 et 1966*

Le tableau 19 présente l'analyse de la variance en ce qui concerne la valeur-hybride.

TABLEAU 19

Source de variation	Nombre de degrés de liberté	Variance
Valeur hybride générale	3	0,382 942
Valeur hybride spécifique	6	0,040 401
Erreur.....	198	0,000 675

La variance de l'erreur représente, ici, la variance d'une moyenne « variétale » quelconque pour les deux années, 1965 et 1966.

Il existe donc des différences significatives entre les effets de valeur-hybride générale de même qu'entre les effets de valeur-hybride spécifique. Encore une fois ce sont les effets de valeur-hybride générale qui sont les principaux responsables de la variation.

Le tableau 20 contient les estimations des effets de valeur-hybride générale.

Chaque parent diffère significativement des autres en ce qui concerne sa valeur-hybride générale.

TABLEAU 20

Parents	Effets de valeur hybride générale
Piroline	+ 0,160
Rika.....	+ 0,042
Carlsberg II.....	— 0,190
Proctor.....	— 0,012
Écart-type ($\hat{g}_i - \hat{g}_j$).....	0,015

Le tableau 21 contient les estimations des effets de valeur-hybride spécifique.

TABLEAU 21

	Piroline	*Rika*	*Carlsberg II*	*Proctor*
Piroline	— 0,104	+ 0,027	+ 0,109	+ 0,072
Rika		— 0,033	+ 0,005	+ 0,034
Carlsberg II			— 0,074	+ 0,027
Proctor				— 0,066

Écart-type $(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{ik}) = 0{,}033$
Écart-type $(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}) = 0{,}030$

On constate (tabl. 22) qu'il existe trois groupes de signification en ce qui concerne les effets de valeur-hybride spécifique.

TABLEAU 22

Carlsberg II × *Piroline*
Proctor × *Piroline*
Proctor × *Rika*
Rika × *Piroline*
Proctor × *Carlsberg II*
Carlsberg II × *Rika*

4. *Étude des valeurs-hybrides dans un essai de F_1 semé à faible densité*

L'essai des F_1 de notre croisement diallèle avait été réalisé en 1959 (BERBIGIER, 1964). Cet essai comportait six blocs, dont chacun contenait les quatre parents et les six F_1 ; chaque « parcelle » était représentée par une ligne de 1,50 m comportant vingt plantes ; les « parcelles » étaient séparées l'une de l'autre par une ligne de Blé de printemps ; la distance entre lignes était 0,25 m. Les deux plantes de bordure de chaque parcelle avaient été exclues des mesures.

Les poids moyens, en grammes, de grain récolté par plante, dans chaque parcelle, figurent dans le tableau 23.

Il existait, des différences significatives entre « variétés » (tabl. 24) et le critère de DUNCAN permettait de distinguer six groupes de signification (tabl. 25).

L'analyse de cet essai, selon HAYMAN, avait été faite (BERBIGIER, 1964) et nous avait montré :

— qu'il existait une interaction d'ordre particulier, imputable à l'intervention du parent *Rika* ;

— que, dans le croisement diallèle partiel comportant *Piroline*, *Carlsberg II*, *Proctor* comme parents, l'expérience n'infirmait pas l'hypothèse d'absence d'effets épistatiques entre les gènes ayant contrôlé le rendement.

Enfin, les gènes dominants étaient à l'origine des hauts rendements, et les interactions de nature allélique relevaient de la superdominance. En fonction décroissante du stock de gènes dominants qu'ils possédaient, les parents se classaient comme suit :

Piroline
Carlsberg II
Proctor

TABLEAU 23

« Variétés »	Blocs					
	1	2	3	4	5	6
Proctor × *Carlsberg II* .	17,7	19,0	18,7	20,5	20,3	18,6
Rika × *Piroline*	14,3	17,4	21,2	17,5	19,1	16,6
Carlsberg II × *Rika*....	16,1	15,4	17,8	13,5	19,7	16,8
Piroline	15,7	18,0	16,2	15,5	17, 9	17,0
Proctor.....	13,4	14,7	14,6	14,0	13,7	14,3
Proctor × *Rika*.....	14,8	14,4	17,7	19,7	18,7	20,6
Proctor × *Piroline*	19,7	14,8	15,7	22,0	22,2	19,6
Carlsberg II × *Piroline* .	17,7	16,2	20,7	24,1	19,8	23,2
Rika.....	15,4	13,5	14,0	14,5	14,7	13,6
Carlsberg II.....	13,6	14,6	15,7	17,1	20,7	16,2

TABLEAU 24

Analyse de la variance

Source de variation	Nombre de degrés de liberté	Variance
Blocs	5	13,218
« Variétés »	9	24,242
Erreur.....	45	3,505

TABLEAU 25

« Variétés »	Poids moyen de grain récolté par plante (en g)
Carlsberg II × *Piroline*.....	20,3
Proctor × *Carlsberg II*	19,1
Proctor × *Piroline*	19,0
Rika × *Piroline*	17,7
Proctor × *Rika*	17,6
Piroline.....	16,7
Carlsberg II × *Rika*	16,5
Carlsberg II	16,3
Rika	14,3
Proctor	14,1

L'étude des valeurs hybrides selon GRIFFING, dans cet essai, figure dans les tableaux 26, 27, 28, 29, 30.

TABLEAU 26

Source de variation	Nombre de degrés de liberté	Variance
Valeur hybride générale	3	3,400
Valeur hybride spécifique	6	4,370
Erreur	45	0,584

TABLEAU 27

Parents	Effets de valeur hybride générale
Piroline	+ 0,767
Rika	— 0,900
Carlsberg II	+ 0,450
Proctor	— 0,317
Écart-type ($\hat{g}_i - \hat{g}_j$).	0,441

TABLEAU 28

Piroline
Carlsberg II
Proctor
Rika

TABLEAU 29

Estimation des effets de valeur-hybride spécifique

	Piroline	*Rika*	*Carlsberg II*	*Proctor*
Piroline	— 1,99	+ 0,67	+ 1,92	+ 1,39
Rika		— 1,06	— 0,21	+ 1,66
Carlsberg II			— 1,76	+ 1,81
Proctor				— 2,43

Écart-type ($\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{ik}$) = 0,99
Écart-type ($\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{kl}$) = 0,88

Si on compare les tableaux 19 et 26, on constate que la valeur hybride spécifique intervient d'une façon beaucoup plus importante dans la variation, lorsqu'il s'agit de F_1. La valeur-hybride spécifique est fonction, en particulier, de l'hétérozygotie ; elle est exaltée, dans le cas présent, par la superdominance.

Il existe trois groupes de signification en ce qui concerne les effets de valeur-hybride générale (tabl. 28).

Concernant les effets de valeur-hybride spécifique, deux groupes de signification, seulement, peuvent être constitués (tabl. 30).

TABLEAU 30

Carlsberg II × *Piroline*	
Proctor × *Carlsberg II*	
Proctor × *Rika*	
Proctor × *Piroline*	
Rika × *Piroline*	
Carlsberg II × *Rika*	

DISCUSSION ET CONCLUSION

Grâce à la superdominance, l'hétérozygotie qui subsiste, en F_3, a fait des « F_3 mélanges » que nous avons utilisées un instrument encore suffisamment sensible pour l'étude de l'hérédité du rendement.

Dans l'analyse selon HAYMAN, le rapport $\frac{H_1}{D} = \frac{AB}{OB}$ est indicateur de dominance. La valeur de ce rapport est fonction à la fois du degré d'hétérozygotie et de l'intensité de la dominance. Quand l'hétérozygotie diminue, A se rapproche de B sur l'axe des covariances. En F_3, si la dominance est complète, le rapport $\frac{AB}{OB}$ est égal à $\frac{1}{16}$, si elle est partielle, il est inférieur à cette valeur. La droite de régression est très proche de la tangente à la parabole de pente + 1 et les points représentatifs des familles convergent vers le point de tangence. Le test d'homogénéité de $Wr - Vr$ doit être de plus en plus précis pour qu'on puisse conclure à l'existence d'une droite de régression. Ceci signifie, en pratique, qu'il faut augmenter la précision des essais (le nombre de répétitions), donc alourdir l'appareil expérimental.

L'expérience nous a montré que la superdominance maintient la droite de régression relativement éloignée de la tangente à la parabole, lorsqu'on étudie l'hérédité du rendement à partir de « F_3 mélanges ».

La comparaison des analyses concernant l'essai de F_1 et les essais de « F_3 mélanges » nous fournit un autre sujet de réflexion. Ces essais n'ont pas été réalisés en même temps et la comparaison n'est donc pas rigoureuse. Cependant, certaines remarques peuvent être faites. Si on compare les tableaux 20 et 27, qui concernent les effets de valeur-hybride générale extraits, d'une part des essais de « F_3 mélanges », d'autre part de l'essai de F_1, on constate que les classements de *Rika* et *Carlsberg II* sont très différents d'un tableau à l'autre. A faible densité (essai de F_1), *Rika* est le plus mauvais parent en ce qui concerne la valeur-hybride générale alors que c'est *Carlsberg II* à densité plus forte. En concordance avec cette remarque, on notera que, dans les analyses selon HAYMAN :

— à faible densité, *Rika* est responsable d'interaction ;

— à densité plus forte, *Carlsberg II* est une fois responsable d'interaction (1966), une fois classé dernier pour le stock de dominants (1965).

D'autre part, les valeurs-hybrides spécifiques estimées à partir de l'un et l'autre type d'essai montrent de sérieuses discordances.

Ces constatations appuient l'opinion selon laquelle on ne peut faire fond sur un essai de F_1 semé à faible densité pour estimer des valeurs-hybrides utilisables au niveau de l'amélioration, au moins en ce qui concerne le rendement.

On peut chercher, dans le cadre de notre étude, des explications à cet état de choses. En 1966, notre essai a subi une forte attaque d'Oïdium et il semble que l'interaction introduite par *Carlsberg II* ait résulté de la sensibilité particulière de cette variété à ce parasite. Il est probable que des effets d'interaction doivent résulter, assez souvent, de l'intervention d'un parasite ou accident au niveau d'un parent particulièrement sensible ou résistant et de sa descendance.

Dans l'essai de F_1, *Rika* introduisait un effet d'interaction. La raison était que les composantes du rendement, chez *Rika*, présentent des valeurs seulement moyennes (Berbigier, 1966). *Rika* transmettait ces caractéristiques à sa descendance d'où une action défavorable sur le rendement par plante dans les conditions de l'essai (les différences variétales, en ce qui concerne le potentiel de tallage-épis, en particulier, peuvent s'extérioriser pleinement dans une culture à grands écartements). Notons que la valeur agronomique de *Rika* procède d'autres sources, en particulier de sa résistance à la verse. Par contre, l'action de la verse et de l'Oïdium a été peu marquée dans l'essai de F_1, en raison de l'espacement des plantes, et *Carlsberg II*, sensible à cet accident et à ce parasite, n'a pas introduit d'effet d'interaction.

Rappelons, enfin, que nous avons obtenu une indication de superdominance, qu'il s'agisse de l'essai de F_1 ou des essais de « F_3 mélanges ». Les F_1 doivent être plus productives que les meilleures lignées susceptibles d'être sélectionnées dans leurs descendances.

Envisageons, maintenant, les enseignements de notre étude sur le plan de l'amélioration.

Nous avons estimé et éprouvé les valeurs-hybrides générales des parents et les valeurs-hybrides spécifiques des associations selon Griffing. L'analyse selon Hayman a montré que *Piroline* possédait à peu près tous les dominants et *Carlsberg II* à peu près tous les récessifs impliqués dans ce croisement diallèle. Pour des conditions de climat et de sol identiques à celles dans lesquelles notre étude a été réalisée, aucun des croisements n'eût été susceptible de fournir une variété meilleure que *Piroline*.

Cependant, nous notons une discordance, sur un point particulier, entre les résultats fournis par la méthode de Hayman et ceux fournis par la méthode de Griffing. Un cas analogue s'était déjà présenté, en 1965, à propos de *Proctor*. Pour les années 1965 et 1966, il s'agit de *Carlsberg II*. L'analyse selon Hayman crédite *Carlsberg II* de l'ensemble des gènes récessifs pour le rendement impliqués dans notre croisement diallèle (voir fig. 2). Ceci s'accorde assez mal avec la valeur-hybride spécifique du croisement *Carlsberg II* × *Rika* selon Griffing, valeur-hybride spécifique qui est la plus faible de toutes et significativement inférieure, en particulier, à la valeur-hybride spécifique de l'association *Proctor* × *Piroline* (voir tabl. 22).

Deux interprétations peuvent être envisagées :

— chaque locus hétérozygote ne participe pas également à l'expression de la dominance (le terme locus pouvant désigner, par extension, un bloc de gènes fonctionnant comme unité de recombinaison). Les loci hétérozygotes de l'association *Carlsberg II* × *Rika* seraient ceux qui présenteraient les manifestations de dominance les plus faibles. Nous ne pouvons éprouver cette hypothèse car l'analyse selon HAYMAN nous fournit une estimation globale de la dominance dans le croisement diallèle ;

— une seconde interprétation peut être cherchée dans une amplification excessive des variances et covariances de la famille *Carlsberg II*. Les valeurs de ces caractéristiques sont amplifiées d'une façon singulière, chez cette famille, par le rendement moyen de *Carlsberg II* (tabl. 17). Dans un croisement diallèle plus important, cet effet eût été « tamponné ». Nous pensons, donc, que l'estimation suivant laquelle *Carlsberg II* possèderait tous les récessifs doit être excessive, cette faiblesse de l'analyse devant être imputée au nombre restreint de parents impliqués dans notre croisement diallèle.

Ceci posé, nous avons réalisé, ci-après, une représentation linéaire approximative des génotypes parentaux pour le rendement. La ligne pleine indique la portion dominante du génotype, la ligne pointillée, la portion récessive. Cette représentation est basée sur les résultats des analyses selon HAYMAN et selon GRIFFING, compte tenu de la correction indiquée ci-avant au sujet de *Carlsberg II*.

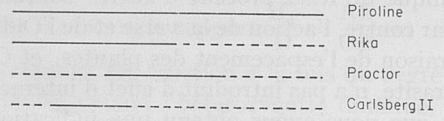


FIG. 3. — *Représentation linéaire des génotypes parentaux pour le rendement, d'après les résultats de 1965 et 1966*

Le résultat selon lequel il eût été inutile de sélectionner une quelconque des combinaisons de notre croisement diallèle, *Piroline* possédant déjà tous les dominants, peut paraître décevant. Il faut insister sur le fait que notre expérience a été poursuivie dans un cadre très étroit : une Station et deux années d'expérimentation. Il serait étonnant que, dans une expérience poursuivie dans un cadre plus large, on puisse trouver un parent possédant tous les dominants d'un croisement diallèle et dont l'existence rendrait inutile, de ce fait, toute sélection ultérieure d'une quelconque des combinaisons de ce croisement.

Nous avons estimé, enfin, les corrélations entre les rendements parentaux et les effets de valeur-hybride générale d'une part (tabl. 31), entre les déviations des rendements des « F_3 mélanges » par rapport aux moyennes parentales et les valeurs-hybrides spécifiques d'autre part (tabl. 32).

Le premier coefficient de corrélation est 0,995, la valeur limite de ce coefficient au seuil 0,05 et pour deux degrés de liberté étant 0,95. Ce résultat est normal puisque la valeur-hybride générale et le rendement d'un parent mesurent, nous l'avons vu, une même caractéristique, le stock de dominants de ce parent.

Le second coefficient de corrélation est 0,986, la valeur limite de ce coefficient au seuil 0,05 étant 0,81. Ce résultat était prévisible étant donné l'identité entre valeur-hybride générale et rendement, dans notre expérience.

Nous estimerons les mêmes coefficients de corrélation, en 1968, à partir d'un nouveau croisement diallèle comportant cinq parents.

TABLEAU 31

Parents	Effets de valeur hybride générale (années 1965 et 1966)	Rendements parentaux (années 1965 et 1966)
Piroline	+ 0,160	2,392
Rika	+ 0,042	2,226
Carlsberg II	— 0,190	1,724
Proctor	— 0,012	2,085

TABLEAU 32

Associations	Valeurs hybrides spécifiques (années 1965 et 1966)	Déviations des rendements des « F_3 mélanges » par rapport aux moyennes parentales (années 1965 et 1966)
Carlsberg II × *Piroline*	0,109	0,195
Proctor × *Piroline*	0,072	0,157
Proctor × *Rika*	0,034	0,083
Rika × *Piroline*	0,027	0,094
Proctor × *Carlsberg II*	0,027	0,095
Carlsberg II × *Rika*	0,005	0,056

Au terme de cette étude d'un croisement diallèle, chez l'Orge, deux questions doivent être posées :

1. Quelle est la signification de la valeur-hybride spécifique, dans nos expériences ?

Ce point est important. Un progrès décisif, dans l'amélioration du rendement, sera accompli lorsqu'on saura faire intervenir la valeur-hybride spécifique dans le choix des associations.

En l'absence d'épistasie, la valeur-hybride spécifique est indicatrice d'hétérozygotie si le degré de dominance est le même à chaque locus impliqué dans l'expression du caractère. Dans cette hypothèse, la valeur-hybride spécifique est précieuse pour l'Amélioration. Elle mesure l'homologie relative des génotypes parentaux et permet de préciser, compte tenu des valeurs-hybrides générales des parents, les possibilités de transgression. Dans l'hypothèse contraire, la valeur-hybride spécifique n'est plus un instrument de mesure de l'hétérozygotie.

2. L'utilisation de « F_3 mélanges », pour les études diallèles, nous est imposée par le coût de la production des semences $F_0 \rightarrow F_1$. Cette utilisation est-elle justifiée ?

Nous ne pouvons pas, actuellement, lever l'objection suivant laquelle des phénomènes de compétition peuvent interférer avec les phénomènes de nature héréditaire

et obscurcir la situation génétique, lorsqu'on utilise des générations en disjonction.

Une diminution importante du coût de production des semences $F_0 \rightarrow F_1$, de même qu'un perfectionnement éventuel des méthodes d'analyse, peuvent nous aider, dans l'avenir, à résoudre les problèmes évoqués ci-avant. En attendant, la seule façon de vérifier si les croisements diallèles peuvent fournir des enseignements utiles à l'amélioration des plantes autogames consiste à perfectionner les schémas expérimentaux. Voici un modèle d'expérience qui semble satisfaisant : on cultive, sans sélection, les descendances des différentes combinaisons d'un croisement diallèle jusqu'à quasi-fixité. On échantillonne au hasard chaque descendance et on met en essai les génotypes retenus. On réalise un essai par descendance. Des témoins communs aux différents essais fournissent l'unité de mesure. On établit en même temps, sur le même terrain, un essai comportant les parents du croisement diallèle et les F_2 ou « F_3 mélanges ». On peut vérifier, de cette façon, si des essais de générations en disjonction peuvent permettre d'estimer, précocement, les valeurs de sélection des associations.

Dans la conduite de telles expériences, certaines règles doivent être respectées. Les essais de F_2 ou « F_3 mélanges », auxquels sont appliquées les méthodes d'analyse biométrique, doivent être précis, donc comporter un nombre assez élevé de répétitions. Les lignées qui figurent dans les essais de descendances doivent être suffisamment homozygotes. La valeur de sélection d'une association est déterminée par les meilleurs génotypes homozygotes que cette association est susceptible de fournir. Des essais de lignées trop jeunes ne permettent pas de contrôler avec sécurité les estimations des valeurs de sélection car l'hétérozygotie est encore trop importante. Enfin, préalablement à leur échantillonnage, les descendances des associations doivent être protégées contre les effets de la sélection ; l'examen des modalités d'une telle protection déborde le cadre de cet article.

Nous dirons, en guise de conclusion, qu'il reste beaucoup à faire ; cependant, des expériences bien conçues doivent permettre de réaliser de nouveaux progrès.

Nous rappellerons, aussi, que les résultats présentés dans cet article valent pour un croisement diallèle entre certaines variétés d'Orge et pour le contexte dans lequel nous l'avons étudié. Ils ne peuvent être extrapolés, naturellement, à l'espèce toute entière.

Reçu pour publication en mars 1968.

REMERCIEMENTS

Je remercie MM. RIVES et GALLAIS qui ont bien voulu lire une première version de cet article et me faire part de leurs critiques et suggestions.

SUMMARY

LAST RESULTS ABOUT A DIALLEL CROSS OF BARLEY VARIETIES

The diallel cross involved brought in four parents : *Piroline, Rika, Carlsberg II, Proctor.*

The character under investigation was yield. Genetical interpretation was made according to HAYMAN'S method (HAYMAN, 1954).

The following conclusions were drawn from tests of « mixed F_3 » proceeding from unselected F_2, in the years 1965 and 1966 :

— for these two years, our expériment did not weakened the assumption of an absence of epistatic effects between the genes governing yield.

— concerning the interaction between alleles, superdominance was obviously present.

— high yield was a result of the action of dominant alleles.

On the other hand, we made estimations of general and specific combining ability, according to Griffing's method (GRIFFING, 1956). A close correlation was present between general combining ability and yield of parents.

Furthermore, using a F1-test carried out in 1959, we made other estimations of general and specific combining ability. There were large differences between those estimations and the first ones. The possible causes of these differences are discussed.

An experimental model is proposed, in order to allow a more thorough study about heredity of yield.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERBIGIER A., 1964. Étude d'un croisement diallèle chez l'Orge. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 245-259.

BERBIGIER A., 1966. Nouvelles données à propos de l'étude d'un croisement diallèle, chez l'Orge. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 219-231.

ÉCOCHARD R., HUET J., 1961. Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame : le Blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **11**, 25-98.

EISENHART C., 1947. The assumptions underlying the analysis of variance. *Biometrics*, **3**, 1-21.

GRAFIUS J. E., 1959. Heterosis in Barley. *Agron. J.*, **51**, 551-554.

GRIFFING B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Austral. J. biol. Sci.*, **9**, 463-493.

GRIFFING B., 1958. Application of sampling variables in the identification of methods which yield unbiased estimates of genotypic variance components. *Austral. J. Biol. Sci.*, **11**, 219-245.

HAYMAN B. I., 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**, 789-809.

HAYMAN B. I., 1960. Aims of diallel crosses. *Genetics*, **45**, 155-172.

JINKS J. L., 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics*, **39**, 767-788.

JOHNSON L. P. V., RUSTEM A., 1959. Inheritance of yielding capacity in a fifteen parent diallel cross of Barley. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **1**, 208-265.

KEMPTHORNE O., 1956. The theory of the diallel cross. *Genetics*, **41**, 451-459.

KRONSTADT W. E., FOOTE W. H., 1964. General and specific combining ability estimates in Winter Wheat *Crop. Sci.*, **4**, 616-619.

LUPTON F. G. H., 1961. Studies in the breeding of self-pollinating cereals. 3. Further studies in cross prediction. *Euphytica*, **10**, 209-224.

MATHER K., 1949. *Biometrical Genetics*, 162 p. Methuen and Co., London.

NASSAR R. F., 1965. Effect of correlated gene distribution due to sampling on the diallel analysis. *Genetics*, **52**, 9-20.

RIVES M., 1962. Sur l'analyse de la variance. II. L'additivité. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 5-18.

WHITEHOUSE R. N. H., THOMPSON J. B., DO VALLE RIBEIRO M. A. M., 1958. Studies on the breeding of self pollinating cereals. 2. The use of a diallel cross analysis in yield prediction. *Euphytica*, **7**, 147-169.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (2), 159-169.

INTRODUCTION ET ÉTUDE DE VARIÉTÉS DE *DIGITARIA* AUX ANTILLES

L. DEGRAS

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, Petit-Bourg, Guadeloupe
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Soixante-dix *Digitaria* sont étudiés en collection pendant deux ans à raison de six coupes par an. Leur croissance, leur sensibilité aux maladies et leur analyse chimique désignent cinq clones et le groupe *milanjiana* à l'attention.

INTRODUCTION

Le Pangola (1) (*Digitaria decumbens* STENT.) a été introduit de Puerto-Rico à la Guadeloupe en 1949 par H. STEHLÉ. Actuellement il couvre plusieurs milliers d'hectares aux Antilles françaises. Sa diffusion croissante se justifie par les résultats obtenus dans la région chaque fois qu'une exploitation rationnelle lui est appliquée. Des charges de 4 à 5 UGB y sont connues. A la Jamaïque, par exemple, son emploi a pu multiplier par dix et plus la productivité des investissements des exploitations (NESTEL et CREEK, 1965).

Mais, depuis qu'en 1957 DIRVEN et VAN HOOF (1960) ont observé une virose chez le Pangola, la question de son remplacement se trouve posée en Amérique tropicale et subtropicale où les quelques clones très apparentés qui constitueraient le type (WHYTE *in* NESTEL et CREEK, 1962) occupent d'importantes superficies.

D'autres raisons militent en faveur d'un élargissement de la base variétale de la prairie de *Digitaria* : la sensibilité à la rouille et à la piriculariose, l'envahissement saisonnier par les pucerons dans certaines régions et un ralentissement de sa crois-

(1) *Le* Pangola ou *la* Pangola? le genre grammatical en demeure aussi incertain que le véritable statut taxonomique. Le nom viendrait de l'origine géographique (Vallée de Pongola, Afrique du Sud).

sance, en saison fraîche et sèche à jour court, qui limite la charge qu'autoriserait sa vigueur en saison chaude et pluvieuse à jour long. On doit y ajouter un facteur capital en amélioration génétique : le système de reproduction. La multiplication végétative du Pangola est aussi facile qu'impérative. Il stolonne abondamment tandis que ses fleurs sont stériles. SHETH et *al.* (1956) en ayant étudié la méiose attribuent sa stérilité à une origine intraspécifique ($2n = 27$; autres *Digitaria* $2n = 18, 36, 54, 72$ selon SCHANK (1966)). La définition systématique de l'espèce *decumbens* est encore controversée (CHIPPINDALL, 1955) et les parents du Pangola, que l'on cherche du côté de *D. pentzii*, ne sont pas connus.

Il est clair qu'en dehors des progrès certains que des techniques d'exploitation bien adaptées peuvent permettre, l'avenir de la prairie à Pangola doit se préparer indépendamment du groupe de clones diffusé sous ce nom, à moins d'heureux hasards de leur mutation naturelle ou artificielle.

En 1964, A. J. OAKES introduisit à Puerto Rico 316 clones de *Digitaria* recueillis en Afrique du Sud, (Transvaal, Swaziland, Natal et Station de Pretoria). Leur multiplication par les soins de la Station expérimentale agricole de Rio Piedras nous permit d'en ramener 70 clones appartenant à 13 espèces ou sous-espèces. L'étude en collection, la multiplication et l'analyse chimique de ce matériel apportent quelques précisions sur sa valeur et les perspectives ouvertes pour l'amélioration variétale des pâturages antillais.

La nouveauté de nombre d'observations sur ce type de plante rendait souhaitable leur publication. Mais seuls les examens encore plus attentifs et répétés, dont on rendra compte dès que possible, indiqueront toute leur portée et constitueront véritablement la base qui manque pour l'amélioration rationnelle d'une plante qu'on peut dire encore nouvelle pour la recherche agronomique.

CONDITIONS D'ÉTUDE DU MATÉRIEL

Les clones ont été installés au Domaine de Duclos (Petit Bourg, Guadeloupe) en lignes de 3 mètres de long, distantes de 3 mètres, par bouturage ou éclat de touffe, à raison d'une ligne par clone. Ils étaient séparés par une ligne d'*Eragrostis trichodes* facilitant leur isolement. Le Pangola était le témoin, répété une dizaine de fois. Les fauches furent conduites avec un double objectif : estimer la capacité de repousse et étudier le comportement biologique, sans que l'on puisse établir d'emblée par variété, faute de matériel et de place, une parcelle adaptée à chaque objectif.

Fréquence des coupes

Cinq à six ont été réalisées chaque année. Ce qui est inférieur aux possibilités du Pangola (six à huit). Cette exploitation peu intensive autorise une certaine sévérité à l'égard des clones affaiblis.

Observations

Des notations de caractérisation botanique (pilosité, glaucescence, anthocyanes, biométrie) ont été réalisées à l'établissement. Jointes à l'étude des épillets, encore partielle, elle permettront d'établir ultérieurement des clefs de reconnaissance, indispensables en raison de la facilité de mélange de ces plantes, très voisines, se bouturant spontanément, émettant des stolons et dont la reproduction par graine est possible. Sur ce dernier point on manque de recul pour apprécier les possibilités variétales. Il en est de même en ce qui concerne les précocités d'épiaison. On insistera sur les caractéristiques de la croissance végétative les mieux reconnues : production de stolon, aptitude à la repousse, accidents pathologiques.

Analyses

On tiendra compte ici des deux séries les plus étendues, la première effectuée sur une repousse de 37 jours (Laboratoire des Plantes fourragères de Rouen), la seconde réalisée sur une repousse de 70 à 90 jours (Station de Chartres).

RÉSULTATS

Plusieurs indications ont été obtenues sur l'adaptation du matériel et son intérêt fourrager, en particulier sur la capacité d'établissement et la vigueur, la pérennité de l'installation, la sensibilité à la rouille, à la piriculariose et aux attaques de pucerons, l'évolution biochimique et la réaction aux carences en minéraux. Ces données sont en voie d'être complétées par une évaluation de la productivité en fauche pour les clones les plus remarquables.

Développement des stolons et production de matière sèche

La présence de stolon ne paraît pas être une caractéristique *d'espèce* absolue : toutes les espèces en ont. Par contre, dans notre matériel, leur rapidité de croissance aussi bien que leur existence pourrait avoir une signification *variétale*. Le tableau I

TABLEAU I

Développement des stolons
Longueur totale de stolon établie pour une « ligne » de trois mètres observée le 3 mai 1965 quatre jours après une coupe de régularisation

Espèces	Nombre de variétés par classe de longueur (cm)							
	0-25	26-50	51-75	76-100	101-125	126-150	151-175	total
Digitaria								
decumbens				2	1	1		4
diversinervis			1	1		1		2
eriantha		1	1	1				4
longiflora				1				1
macroglossa			1					1
milanjiana	1	1	1	2	2		1	8
m. ssp. *eylesiana*	1			7	6			14
Pentzii			1	4	2			7
setivalva			2		1			3
Smutsii		1	1	4	2			8
swazilandensis							1	1
umfolozi				1				1
valida		2	2	5	1		2	12
Total	2	5	10	28	16	1	4	66

donne les valeurs observées sur une repousse de quatre jours en totalisant les longueurs individuelles. Le classement établi à cette époque a, dans l'ensemble, été maintenu au cours des deux années sur place et à l'occasion des multiplications, en dépit de

fluctuations qu'il est prématuré d'estimer. L'allure gaussienne de la distribution des variétés pour les classes de longueur laissait prévoir une certaine fluctuation : ce caractère n'a une valeur qualitative qu'en considérant les extrêmes, et peut-être dans nos conditions.

L'intérêt d'un développement précoce des stolons (croissance, enracinement et émission de pousses verticales) est évident du point de vue de la facilité d'établissement. Nous avons pensé qu'il pouvait ne pas être sans liaison avec la croissance générale d'une variété. Pour 41 clones appartenant aux espèces *D. milanjiana*, (dont la sous-espèce *eylesiana*), *Smutsii* et *valida*, entre la somme des longueurs des stolons à l'établissement et le poids de matière sèche récolté, de cette époque au 7 septembre 1966, soit seize mois après, il y a une corrélation, de coefficient $r = + 0{,}473$ significative au seuil 0,01. Il en est de même quand on considère le poids de matière verte cumulé : $r = + 0{,}447$.

Régularité de la repousse

Il existe de grandes différences entre clones quant à la régularité de la repousse sur une année. Mais la fluctuation considérable constatée chez le Pangola à cet égard interdit de les croire indépendantes de l'emplacement des parcelles : la variation entre clones des espèces les mieux représentées est à peine supérieure à la fluctuation que l'on note sur des parcelles du témoin quand on compare les rendements de saison fraîche et peu pluvieuse à ceux de la saison chaude et très pluvieuse.

Sensibilité aux maladies et aux attaques de prédateurs

Peu de notations générales ont pu être réalisées. Celle du 14 novembre 1966 reflète assez bien ce que différentes observations indiquent. Les deux maladies principales sont la rouille et la piriculariose. Les attaques du puceron *Sipha flava* (Aphidae) sont plus localisées dans le temps et l'espace. On signalera seulement leur fréquence sur *D. milanjiana* (au sens large) dont près de la moitié des clones en a été infestée occasionnellement.

Sensibilité à la rouille.

Elle a été estimée dans une échelle de notation allant de 0 (aucune trace) à 5 (rouille visible sur l'ensemble de la parcelle et modifiant, vu à hauteur d'homme, la couleur du feuillage). Cette échelle descriptive n'a pas de prétention génétique, bien entendu. Dans cette échelle, le Pangola obtiendrait 2,5 avec comme notes extrêmes 3 et 1, pour six notations. En dépit de cette fluctuation il n'est pas sans intérêt de considérer la répartition des notes chez les espèces (tabl. 2).

Sensibilité à la piriculariose.

Le tableau 3 établi à partir de notations analogues aux précédentes montre la grande fréquence des clones très sensibles à cette maladie. Dans notre échelle, à cette époque et dans ces parcelles, le Pangola a une note moyenne de 1 avec 0 et 2,5 comme extrêmes (6 observations). L'espèce *D. Smutsii* se signale par un taux élevé de types indemnes.

TABLEAU 2

Nombre de clones par classe de note de sensibilité à la rouille (4-11-66)

Note	Nombre de clones par espèce										Total
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
0	4	3		1	6	1	2	2	1	1	21
0,5-1,5					2	3	7	1	5		18
2-5	1	1	1	7	6	3	4	0	2	1	26
Total	5	4	1	8	14	7	13	3	8	2	65

I = *D. decumbens*, II = *eriantha*, III = *macroglossa*, IV = *milanjiana*, V = ssp. *eylesiana* VI = *Pentsii*, VII = *valida*, VIII = *setivalva*, IX = *Smutsii*, X = *umfolozi*.

TABLEAU 3

Nombre de clones par classe de note de sensibilité à la piriculariose (4-11-66)

Note	Nombre de clones par espèce										Total
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
0	1	1	1	1	2		1		5	1	13
0,5-1,5	1					2	3				6
2-5	3	3		7	12	5	9	3	3		46
Total	5	4	1	8	14	7	13	3	8	1	65

I = *D. decumbens*, II = *eriantha*, III = *macroglossa*, IV = *milanjiana*, V = *ssp. eylesiana*, VI = *Pentsii*, VII = *valida*, VIII = *setivalva*, IX = *Smutsii*, X = *umfolozi*.

Rouille et piriculariose.

La figure 1 présente les valeurs des deux notations pour une cinquantaine de clones. Leur distribution est remarquable : trois axes y sont visibles. L'axe d'ordonnée zéro pour la piriculariose, l'axe d'abscisse zéro pour la rouille et un axe joignant la région d'ordonnée 2,5-3,5 (Piriculariose) à celle d'abscisse 2,5-3,5 (Rouille).

Cette diagonale suggère une corrélation inverse entre les infections des parasites. Les coordonnées rectangulaires, en dehors des zones d'aboutissement de la diagonale évoquent l'existence de facteurs limitants différents pour chacun des parasites, et dont la nature, génétique au moins en partie, reste cependant à établir.

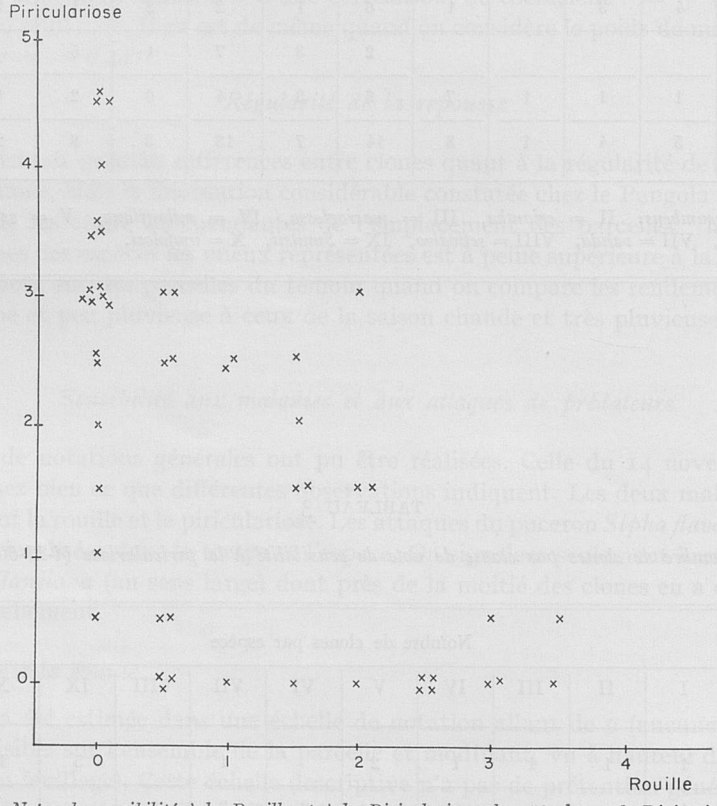


FIG. 1. — *Notes de sensibilité à la Rouille et à la Piriculariose chez 50 clones de* Digitaria (14.11.66)
0 = pas d'infection visible 5 = infection maximale
Les clones appartiennent aux espèces *D. decumbens, eriantha, milanjiana* (s. l.), *pentsii, setivalva, smutsii, valida.*

Données analytiques sur la valeur fourragère

Les données de l'analyse chimique se sont révélées, comme presque toujours, aussi liées au stade de végétation qu'à la variété. Le tableau 4 donne un exemple d'évolution d'une caractéristique représentative du taux de protéines digestibles, le rapport N × 6,25/Cellulose brute (L. HÉDIN et DUVAL, 1964).

TABLEAUX 4 et 5

Évolution du rapport $\frac{N \times 6{,}25}{Cellulose}$ *chez quatre espèces de* Digitaria

	Repousse de 37 jours			Repousse de 80 jours		
D. decumbens						
moyenne (4)		0,51			0,22	
maximum	0,58			0,40		
minimum			0,40			0,14
D. milanjiana						
moyenne (7)		0,57			0,16	
maximum	0,68			0,19		
minimum			0,50			0,12
D. ssp. *eylesiana*						
moyenne (10)		0,61			0,19	
maximum	0,75			0,28		
minimum			0,51			z0,12
D. valida						
moyenne (9)		0,52			0,25	
maximum	0,63			0,29		
minimum			0,36			0,15

	Fractions analytiques (Matières minérales)								
	% de la matière sèche						mg/kg		
	Total	SiO_2	P	Ca	Mg	K	Na	Mn	Cu
D. decumbens (5)									
moyenne	20,34	7,90	0,19	0,42	0,13	2,94	0,17	415,0	11,5
amplitude	11,73	7,24	0,05	0,28	0,09	0,53	0,26	269,2	6,1
D. diversinervis (2)									
moyenne	12,98	3,46	0,19	0,47	0,21	3,55	0,12	393,4	5,9
amplitude	4,71	1,87	0,06	0,01	0,14	1,38	0,17	197,2	5,0
D. macroglossa (1)									
moyenne	31,90	16,18	0,18	0,33	0,17	2,38	0,24	616,5	14,5
amplitude	—	—	—	—	—	—	—	—	—
D. milanjiana (5)									
moyenne	14,41	4,68	0,24	0,34	0,28	3,96	0,04	424,3	8,1
amplitude	5,43	3,19	0,02	0,05	0,05	1,32	0,02	177,2	7,7
D. m. eylesiana (13)									
moyenne	12,60	2,94	0,26	0,43	0,32	4,37	0,05	355,4	7,4
amplitude	4,43	2,87	0,08	0,26	0,22	1,11	0,17	224,1	11,0
D. swazilandensis (1)									
moyenne	9,64	1,96	0,17	0,60	0,20	3,48	0,10	209,2	7,6
amplitude	—	—	—	—	—	—	—	—	—
D. valida (9)									
moyenne	11,52	2,15	0,21	0,74	0,23	4,90	0,15	210,8	8,7
amplitude	4,63	1,57	0,08	0,58	0,13	1,60	0,50	125,1	3,2

La chute de qualité toujours importante serait heureusement très variable avec les espèces et, de plus, l'amplitude des variations clonales semble augmenter notablement de 37 à 80 jours.

Dans les coupes de 37 jours des taux de protéines au dessus de 16 p. 100 sont fréquents, les plus hautes valeurs étant chez *D. milanjiana* subsp. *eylesiana*.

Au critère de l'abondance des protéines digestibles il paraît utile d'adjoindre celui de la richesse en minéraux. Le Pangola est connu (NESTEL et CREEK etc.) pour sa tendance à avoir une faible teneur en cuivre. On trouvera dans le tableau 5 les résultats des analyses effectuées sur repousse de 37 jours. Le fait le plus remarquable est la variabilité considérable des teneurs dans une espèce. Les amplitudes sont souvent supérieures à la valeur moyenne. Seule la totalité des clones de *D. milanjiana* (au sens large) présente des teneurs en phosphore vraiment satisfaisantes. La faiblesse du *D. swazilandensis* à cet égard doit être enregistrée.

Le choix des espèces et des clones

Encore qu'aucun jugement définitif ne puisse être basé sur ces indications très fragmentaires on peut, en les résumant, souligner les espèces parmi lesquelles il semble déjà y avoir chance de trouver mieux que le Pangola. Dans le dernier tableau (6)

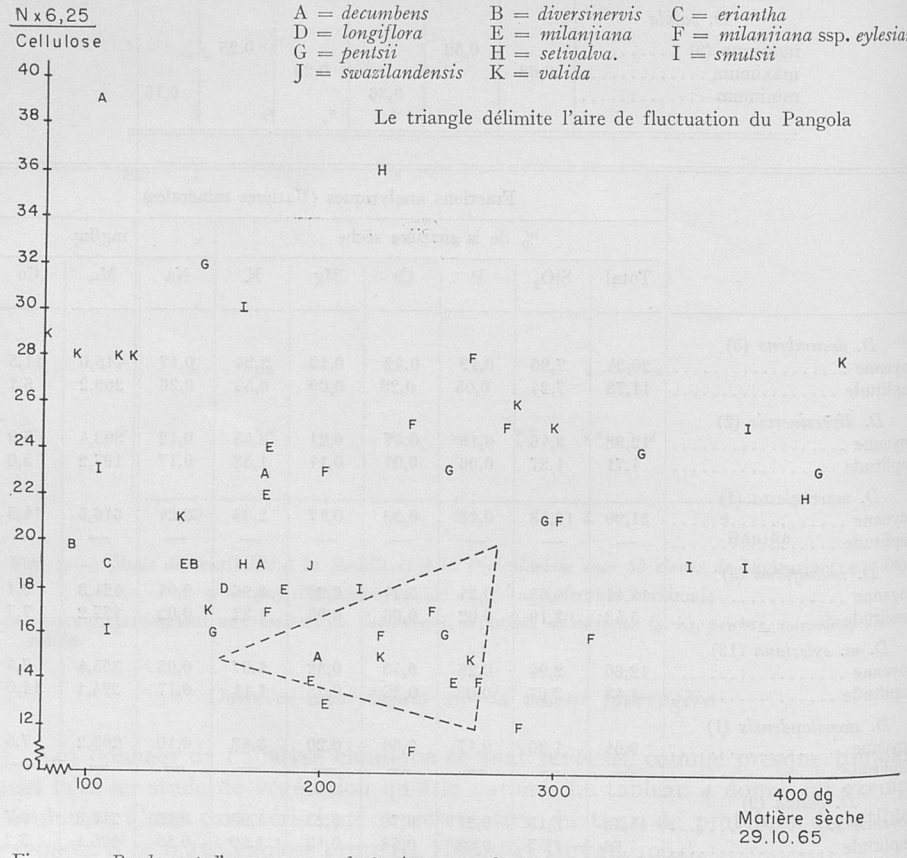


Fig. 2. — *Rendement d'une repousse de 80 jours et valeur fourragère chez onze espèces de* Digitaria

TABLEAU 6

Tableau schématique des caractéristiques observées et de l'intérêt des Digitaria *introduits d'Afrique du Sud aux Antilles* (1965-1967)

Espèces	Rendement matière sèche	% matière sèche	N × 6,25 Cellulose	Matières minérales	Rouille	Piricularia	Clones remarquables (+)	Clones peu adaptés (+)
I (5)	—	= —	=	= +	+	—	605 (valeur nutritive)	
II (2)	—	= +	=	= —	+	— ?		611, 612
III (3)	—	=	=	=	+	—		620, 624
IV (1)	— =	+	+	=				642
V (1)	—	=	=		—	+ ?		652
VI (8)	= —	=	+ =	+ =	—	—		664, 686, 690
VII (13)	=	=	+ =	=	=	—	668 (comportements)	705
VIII (7)	= +	=	= +	= +	=	—	722 (valeur nutritive) 752 (comportements)	768, 769
IX (3)	= —	= —	+ =	+	+	—	795 (signalé par OAKES)	804
X (8)	≠	= —	+ =	+	+ =	+		810, 814, 827
XI (1)	=	=	=	+	+	+	838 (comportements)	
XII (12)	≠	≠	≠	+	= —	—	846, 849, (valeur nutritive)	846, 855, 867, 878

I = *D. decumbens Stent,* II = *D. diverninervis* (Nees) *Stapf.,* III = *D. eriantha Steud.,* IV = *D. longiflora* (Retz) *Pers.,* V = *D. macroglossa Henr.,* VI = *D. milanjiana* (Rendle) *Stapf.,* VII = *D. mil.* ssp. *eylesiana Henr.,* VIII = *D. pentzii, Stent.,* IX = *D. setivalva Stent.,* X = *D. smutsii Stent.,* XI = *D. swazilandensis Stent.,* XII = *D. valida Stent.*

N. B. : Les caractéristiques sont « mesurées » par rapport au Pangola avec les conventions suivantes :
+ supérieur, — inférieur, = équivalent, ≠ variable

Les numéros sont ceux du catalogue des introductions de Beltsville moins la partie identique : 605 = 299605.

on a exprimé avec peu de nuances la situation apparente de la moyenne des clones de chaque espèce par rapport au Pangola, et donné quelques indications sur les choix et éliminations envisageables. Une notion de rendement y figure qui ne doit pas faire illusion. D'ailleurs la figure 2 qui associe ce « rendement » au niveau de protéines digestibles estimé à 80 jours montre par l'ampleur de la fluctuation du témoin la circonspection qu'il convient d'appliquer dans la promotion au rang de variétés recommandables tant que les véritables essais comparatifs entrepris n'auront pas été interprétés.

DISCUSSION

A travers toutes les observations végétatives l'importance des fluctuations est certaine. L'étude de ce matériel doit donc inclure non seulement l'effet des années mais celui de l'exploitation et celui d'aires écologiquement distinctes.

Parallèlement la définition des clones et leur classement contribueront à la connaissance de groupements physiologiques et génétiques au sein du genre *Digitaria* dont la systématique, étroitement basée sur des caractères morphologiques tient encore pour critère de distinction spécifique, par exemple, la présence de stolon (HENRARD, 1950 ; CHIPPINDALL, 1955).

Deux groupes de résultats conduisent à poser quelques problèmes précis dans l'étude de la section *Erianthae* des *Digitaria* à laquelle appartient la totalité de ces Wooly Finger grass d'Afrique du Sud qui semblent l'ossature du matériel cultivé.

Les différences importantes de teneur en matières minérales pourraient correspondre à des capacités d'échange de cations des systèmes radiculaires (FRÉJAT, ANSTETT, LEMAIRE, 1967). Si cette capacité intervient surtout en culture extensive (DUNHAM *in* FRÉJAT et *al.*), sa connaissance peut éclairer des comportements des pâturages tropicaux à *Digitaria* qui dans leur majorité participent de ce niveau cultural.

Les parasitismes cryptogamiques observés n'ont jamais été étudiés dans ce groupe de plante. Leur gravité justifie cependant l'intérêt que leur porte les travaux en cours (en collaboration avec JAILLOUX, I. N. R. A, C. R. A. A. G.). Il semble possible de spécifier que *Piricularia grisea* est l'agent général de la piriculariose observée. La nature des biotypes de rouille est en voie d'être précisée (*Puccinia oahuensis* (?) (JAILLOUX)). Il ne fait guère de doute que ces parasites soient des éléments d'une biocœnose caractéristique de la prairie à *Digitaria* dont des *Aphidae*, des Punaises etc. en constituent d'autres aussi dignes d'attention en regard des viroses possibles par exemple. Ces études contribueront à tracer des frontières biologiques au sein de cette section des *Digitaria* dont l'exploration ne fait que commencer.

CONCLUSIONS

La variabilité obtenue d'une fraction de matériel originaire de l'aire de diversification de la section *Erianthae* des *Digitaria* ne saurait surprendre. Reste à l'utiliser contre cette virose qui détermina la prospection. Une organisation des tests de résistance à l'échelle régionale est à l'étude sous les auspices de la FAO et du Centre de Recherches agronomiques de l'I. N. R. A. Mais l'on peut craindre que le clone résistant puisse n'être pas un clone productif. On est ainsi conduit à préparer une nouvelle

étape : la combinaison des meilleures caractéristiques variétales. Il n'est pas impossible que pour certaines combinaisons de clones stériles la constitution de prairies mixtes contribue à quelques solutions qu'il faudra néanmoins bien préparer par des études de compétition.

Il faut cependant envisager dès maintenant la voie royale des croisements et de la sélection, incluant si nécessaire la duplication génomique par colchicinisation. Les treize hybrides interspécifiques obtenus par SCHANK (1964) à partir de *D. eriantha, D. gottahill, D. insularis, D. milanjiana, D. pole vansii, D. smutzii* et *D. valida* en sont les premiers jalons.

C'est dans cette direction que nous pensons poursuivre, parallèlement aux essais d'exploitation, l'étude et l'expérimentation des *Digitaria* introduits aux Antilles.

Reçu pour publication en février 1968.

REMERCIEMENTS

M. L. HÉDIN a bien voulu nous apporter une aide précieuse en prenant à sa charge toutes les premières analyses réalisées sur cette collection. Nous lui adressons nos profonds remerciements ainsi qu'à MM. REBISCHUNG, DEMARLY, BULIT et JAILLOUX pour leurs critiques enrichissantes.

SUMMARY

INTRODUCTION AND STUDIES OF « DIGITARIA » IN THE WEST INDIES

Thirteen species of *Digitaria,* involving seventeen clones from the OAKES collection introduced from South Africa, has been observed in Guadeloupe in 1965 and 1966, with *D. decumbens* cultivar *Pangola* as control.

Stoloniferous habit when established, rust and *Piricularia* attacks, mineral and conventional digestible protein content, dry matter yield over six yearly cuttings has given a promising interest in *D. milanjiana* group, while the most diversified group seemed to be the *D. valida* one.

Outstanding clones may be : *D. milanjiana* ssp. *eylesiana* 299668, *D. pentsii* 299752, *D. setivalva* 299795, and *D. Swazilandensis* 299838. Basic studies are needed in mineral nutrition, disease response, vegetative and floral biology over more years and localities, aside of new material from a necessary breeding research.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRPHIQUES

CHIPPINDALL L. K. A., 1955. *The Grasses and Pastures of South Africa.* Meredith éd., Cap.

DIRVEN J. G. P., VAN HOOF H. A., (1960). A destructive virus disease of Pangola grass. *Tijdschr. Pl. Ziekt,* **66**, 344-349.

FREJAT A., ANSTETT F., LEMAIRE, 1967. Capacité d'échange de cations de systèmes radiculaires et des sols, et leurs relations avec l'alimentation minérale. *Ann. agron.,* **18**, 1, 31-64.

HÉDIN L., DUVAL E., 1964. Sur quelques caractéristiques chimiques des espèces et variétés de Graminées fourragères. *Ann. Amélior. Plantes* **14**, 4, 333-352.

HENRARD J. T., 1950. *Monograph of the genus* Digitaria. Univ. Pers. Leiden.

NESTEL B. L., CREEK M. J., 1965. The effect of grazing cycle duration on liveweight output and chemical composition of Pangola grass (*Digitaria decumbens* STENT) in Jamaica. *Ann. 9e Congr. internation. Pastagens,* São Paulo, 1613-1618.

SCHANK S. C., 1954. Improvement of forage grass by interspecific hybridization within the genus *Digitaria. Proc. 61 st Ann. Conv. Assoc. South. Agric. Workers,* Atlanta, (in *Plant Breed. Abstr.,* **36**, 3187).

SHETH A., YU L., EDWARDSON J., 1956. Sterility in Pangola grass (*Digitaria decumbens* STENT.) *Agron. J.,* **48**, 505-507.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (2), 171-179.

ÉTUDE DE LA DESCENDANCE DE DEUX CROISEMENTS DE HARICOT POUR LEUR RÉSISTANCE A DIFFÉRENTES RACES PHYSIOLOGIQUES D'ANTHRACNOSE

H. BANNEROT, Roselyne RICHTER

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Ce travail permet de vérifier sur les descendances F_3 et F_4 de deux croisements de haricot que les races physiologiques d'Anthracnose utilisées forment deux séries. A l'intérieur d'une série, la résistance à une race entraîne la résistance aux races « inférieures ».

La résistance à une race peut être due suivant les cas à un seul gène dominant, à deux gènes dominants dupliqués, ou à deux gènes dominants complémentaires.

Ce dernier cas est en contradiction avec la théorie de FLOR. Deux interprétations biochimiques de la résistance sont proposées.

INTRODUCTION

A la suite de l'infection de 430 variétés de haricots par 6 races physiologiques différentes (BANNEROT, 1965), on a pu mettre en évidence l'existence de relations entre races permettant de ranger cinq d'entre elles dans deux séries indépendantes.

Du tableau 1, on peut tirer les relations symboliques suivantes :

$$I_4 > PV_6 > \alpha_1 \quad (A)$$

$$E_8 b > D_{10} \quad (B)$$

TABLEAU I

Réactions variétales aux races d'Anthracnose étudiées

Série A

α_1	PV_6	I_4	Nombre de variétés présentant cette réaction
S	S	S	309
R	S	S	55
R	R	S	44
R	R	R	22

Les quatre autres réactions SRS, SSR, RSR et SRR n'ont pas été trouvées.

Série B

D_{10}	E_8b	Nombre de variétés présentant (1) cette réaction
S	S	243
R	S	78
R	R	103

La réaction SR n'a pas été trouvée.

(1) 6 variétés ayant une réaction douteuse avec D_{10} sont écartées de cette récapitulation.

Le signe > signifie :

1. que la race « supérieure » (située à gauche du signe >) est plus virulente que la race « inférieure » (située à droite) c'est-à-dire qu'elle attaque un plus grand nombre de variétés ;

2. que toute variété résistante à une race est résistante aux races « inférieures » de la même série.

Pour confirmer ces résultats et si possible les expliquer, on a croisé des haricots de réactions différentes ; on rapporte ici les résultats de l'infection des F_3 de deux de ces croisements, l'un avec la série A, l'autre avec la série B.

I. — MATÉRIEL

A. — *Haricot*

Les croisements étudiés sont :

1. *Widusa* × *Coco à la crème*
2. *Widusa* × *Triomphe de Farcy*

TABLEAU 2

Réaction des parents

	Série A			Série B	
	α_1	PV_6	I_4	D_{10}	E_8b
Triomphe de Farcy	S	S	S	S	S
Widusa	R	S	S	R	R
Coco à la crème	R	R	R	RS (*)	R

(*) Réaction douteuse avec D_{10}.

Le croisement 1 a été étudié avec les trois races de la série A, le croisement 2 avec les deux races de la série B.

On a utilisé systématiquement l'infection en F_3 pour les raisons suivantes :

1. disposant en moyenne de 50 grains par lignée F_3, il a été possible d'infecter séparément 16 grains de chaque lignée avec les différentes souches, ce qui a permis d'avoir la réaction d'une même lignée F_3 à des races différentes;

2. le comportement de la lignée F_3 : homogène résistante (R), homogène sensible (S) ou en disjonction (H) permet de préciser la constitution génétique de la plante F_2 mère : résistante (homozygote ou hétérozygote) ou sensible.

Malheureusement, l'effectif de 16, convenable pour révéler la grande majorité des disjonctions 3:1, est, par contre, tout à fait insuffisant pour les disjonctions 15:1 ; pour cette raison, les catégories R et H observées en F_3 ont été regroupées pour l'interprétation et opposées à la catégorie S. Le premier groupe (R + H) représente les plantes F_2 résistantes, le second groupe (S), les plantes F_2 sensibles.

L'analyse a, dans certains cas, été poussée jusqu'en F_4.

B. — *Anthracnose*

Les cinq races utilisées ont déjà été décrites dans l'étude précédente ainsi que les conditions de culture du Haricot et du parasite et les méthodes d'infection.

La notation n'a jamais présenté les difficultés rencontrées précédemment ; les attaques sont franches, ce qui permet d'observer les disjonctions avec netteté.

II. — RÉSULTATS

A. — *Croisement 1* : Widusa × Coco à la crème

Deux combinaisons non parentales sont apparues, l'une intermédiaire RRS, l'autre « transgressive » SSS.

Comme précédemment, les autres types de réaction n'ont pas été trouvés.

TABLEAU 3

Résultats regroupés du croisement 1

Type de réaction des plantes F_2			Nombre de lignées		Proportions théoriques	χ^2
α_1	PV_6	I_4	observé	calculé		
R	R	R	71	73,8	9	
R	R	S	27	24,5	3	
R	S	S	25	24,5	3	
S	S	S	8	8,2	1	0,47

Si on considère ces résultats race par race, ils correspondent aux ségrégations 15 : 1 pour α 1, 3 : 1 pour PV_6 et 9 : 7 pour I_4.

B. — *Croisement 2* : Widusa × Triomphe de Farcy

La réaction SR n'a pas été trouvée, mais une combinaison non parentale RS est apparue.

TABLEAU 4

Résultats regroupés du croisement 2

Type de réaction des plantes F_2		Nombre de lignées		Proportions théoriques	χ^2
D_{10}	E_8b	observé	calculé		
R	R	71	76,5	12	3,2
R	S	26	19,1	3	
S	S	5	6,4	1	

Ces résultats correspondent aux ségrégations 15 : 1 pour D_{10} et 3 : 1 pour E_8b.

III. — INTERPRÉTATION — DISCUSSION

A. — *Relations entre les résistances aux différentes races*

Toutes les catégories prévues et, celles-là seulement, ont été trouvées ; les relations entre races sont donc confirmées.

Série A : $I_4 > PV_6 > \alpha_1$

Série B : $E_8b > D_{10}$

B. — *Interprétation génétique*

a) *Croisement 1* : Coco × Widusa (tabl. 3 et 4).

— race α_1 : Les proportions 15 : 1 indiquent que la résistance à α_1 est conditionnée par deux couples de gènes indépendants (A/*a* et B/*b*), la résistance exigeant la présence de l'un ou l'autre des deux allèles dominants (gènes dupliqués).

— race PV_6 : les proportions 3 : 1 indiquent que la résistance à PV_6 est conditionnée par un couple de gènes (A/*a*), la résistance exigeant la présence de l'allèle dominant.

— race I_4 : les proportions 9 : 7 indiquent que la résistance à I_4 est conditionnée par deux couples de gènes indépendants (A/*a* et C/*c*), la résistance exigeant la présence simultanée des deux allèles dominants (gènes complémentaires).

La relation entre les résistances aux trois races établie ci-dessus implique obligatoirement l'intervention d'un même couple de gènes A/*a* dans les trois cas : en effet, une lignée résistante à I_4 possède les allèles dominants A et C et est donc résistante aux deux autres races de par la seule présence de l'allèle A. De même une lignée résistante à PV_6 porte l'allèle A, ce qui lui confère la résistance à α_1.

Par ailleurs, les couples B/*b* et C/*c* sont distincts car les génotypes des deux parents, compte tenu de leurs réactions à α_1 et PV_6 et de l'apparition de plantes sensibles à α_1 dans la F_2, sont nécessairement :

$$\textit{Widusa} : \frac{a}{a}\,\frac{B}{B}$$

$$\textit{Coco} : \frac{A}{A}\,\frac{b}{b}$$

Si B et C étaient confondus, *Coco* ne pourrait pas être résistant à I_4.

Les génotypes des lignées parentales s'écrivent donc :

$$\textit{Widusa} : \frac{a}{a}\,\frac{B}{B}\,\frac{c}{c}$$

$$\textit{Coco} : \frac{A}{A}\,\frac{b}{b}\,\frac{C}{C}$$

Le tableau 3 donne l'apparence d'une disjonction 9 : 3 : 3 : 1 par superposition de deux disjonctions bifactorielles ayant un gène en commun (A) et parce que certains génotypes différents donnent le même phénotype.

27 9	ABC A*b*C	RRR	9
9 3	AB*c* A*bc*	RRS	3
9 3	*a*BC *a*B*c*	RSS	3
3 1	*ab*C *abc*	SSS	1

b) *Croisement 2* : Widusa × Triomphe de Farcy (tabl. 4).

On obtient par rapport aux deux races utilisées des résultats tout à fait analogues aux résultats du croisement *Coco* × *Widusa* vis-à-vis des races α_1 et PV_6.

— race D_{10} : les proportions 15 : 1 impliquent une résistance déterminée par deux couples de gènes dupliqués D /*d* et E /*e*.

— race E_8 *b* : les proportions 3 : 1 impliquent une résistance déterminée par un couple de gènes E /*e*

De la même façon que pour le croisement précédent, l'existence d'un couple de gènes communs E /*e* rend compte de la relation entre les résistances aux deux races.

Les génotypes des deux lignées parentales s'écrivent :

$$\textit{Widusa} : \frac{D}{D}\,\frac{E}{E}$$

$$\textit{Triomphe de Farcy} : \frac{d}{d}\,\frac{e}{e}$$

C. — *Discussion*

On peut essayer d'interpréter ces résultats en fonction de la théorie dite « de Flor », comme l'on fait par exemple Black et *al.* (1953) avec le Mildiou de la Pomme de terre.

D'après Flor (1956) et Zadocks (1959), il existe une concordance entre gènes de résistance de l'hôte et gènes de virulence du parasite ; pour attaquer un hôte R*x* R*y*, le parasite doit porter les gènes de virulence correspondants *xy*.

TABLEAU 5

Gènes de résistance	Gènes de virulence			
	0	*x*	*y*	*xy*
r	S	S	S	S
R*x*	R	S	R	S
R*y*	R	R	S	S
R*x* R*y*	R	R	R	S

Dans le croisement 1, trois gènes de résistance ABC (que nous appellerons R_1, R_2 et R_3) ont donné la disjonction figurée au tableau 6.

On peut en déduire que α_1, capable d'attaquer R_3, possède le gène de virulence 3 ; De la même façon, PV_6, capable d'attaquer R_2 et R_3, a donc le génotype 2-3. I_4, capable d'attaquer R_1, R_2 et R_3, devrait donc être 1-2-3.

Or, nous observons que les génotypes R_1R_3 et $R_1R_2R_3$ sont résistants à I_4 (ce que nous avons exprimé en disant qu'il fallait deux gènes complémentaires pour avoir la résistance à I_4).

Il y a donc là une contradiction à la théorie de FLOR. Une explication ingénieuse a été suggérée par MADEC : I_4 serait en réalité un mélange des races 1-2 et 2-3, ce qui permet effectivement d'expliquer les résultats observés.

Malheureusement, toutes les tentatives de sous-clonage par dilution et de filtrage (sur certains génotypes de haricots) de I_4 ont toujours redonné la même souche, identique morphologiquement et pathogéniquement à I_4.

TABLEAU 6

	α_1	PV_6	I_4	Proportions
R_1 R_2 R_3	R	R	R	27
R_1 R_2	R	R	S	9
R_1 R_3	R	R	R	9
R_1 R_3	R	S	S	9
R_1	R	R	S	3
R_2	R	S	S	3
R_3	S	S	S	3
r	S	S	S	1

D'ailleurs, toujours dans le cas de l'Anthracnose du Haricot, un autre cas de résistance à une race due à deux gènes complémentaires a été trouvé par DERIEUX en 1967 (non publié).

D'autre part, alors que chez le Mildiou de la Pomme de terre, on a pu isoler facilement les races élémentaires 1, 2, 3 ... et les races intermédiaires 1-2, 1-3, 2-3, il semble qu'il n'en soit pas de même pour l'Anthracnose du Haricot. A l'intérieur, de ce que nous avons appelé une série, on trouverait les races 1, 1-2, mais non 2.

D. — *Tentative d'interprétation*

Diverses hypothèses peuvent être émises quant au mécanisme de la résistance, elles se répartissent entre deux cas possibles au niveau de la relation hôte-parasite, entre lesquels l'analyse génétique ne permet pas de trancher :

a) la résistance est due à l'absence d'une substance indispensable au parasite ;

b) la résistance est due à la production par la plante d'une substance antagoniste de l'action du parasite.

Nous envisageons successivement les deux cas suivants

a) *Déficience nutritionnelle.*

— Les résultats obtenus impliquent que :

• la race α_1 a besoin d'une substance N_α dont la synthèse n'a lieu que lorsque la plante possède *simultanément* les allèles récessifs *a* et *b* ;

• la race PV_6 a besoin d'une substance N_p dont la synthèse n'a lieu que lorsque l'allèle récessi *a* est présent ;

• la race I_4 a besoin d'une substance N_i dont la synthèse a lieu si *l'un ou l'autre* des allèles récessifs *a* ou *c* est présent.

— On peut proposer des schémas hypothétiques du type représenté par la figure 1.

Les allèles récessifs *a*, *b*, *c* autorisent la synthèse de ces substances, tandis que les allèles dominants l'empêchent (la relation entre ces gènes et ces métabolites pouvant être très indirecte).

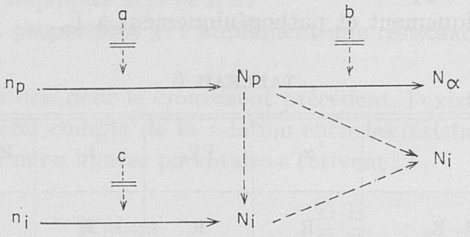


FIG. 1.

On peut penser que le métabolite N_α dérive du métabolite N_p par un processus dans lequel est impliqué le gène *b*. Le métabolite N_p est transformé en N_i ou bien chacun des deux produits est transformable en un troisième N'_i, N_i ou N'_i étant nécessaire à I_4. La transformation pouvant s'effectuer :

- soit chez l'hôte sous l'effet de gènes n'entrant pas en disjonction dans ces croisements ;
- soit chez le parasite.

b) *Antagonisme.*

— S'il s'agit d'antagonisme, les résultats obtenus indiquent que :

- α_1 est sensible à une substance M_α dont la synthèse a lieu si la plante possède *l'un ou l'autre* des allèles dominants A et B.
- PV_6 est sensible à une substance M_p dont la synthèse nécessite la présence de l'allèle dominant A.
- I_4 est sensible à une substance M_i dont la synthèse n'a lieu que lorsque la plante possède *simultanément* les allèles dominants A et C.

— On peut proposer des schémas hypothétiques, symétriques du type précédent : (fig. 2).

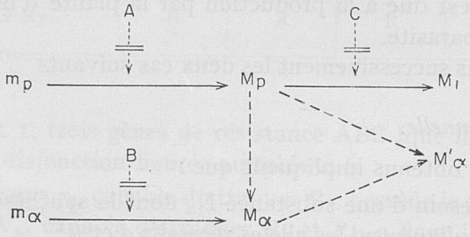


FIG. 2.

On peut penser que le métabolite M_i dérive de M_p par un processus dans lequel est impliqué le gène C.

De la même façon que ci-dessus le métabolite M_p est transformé en M_α ou M_p et M_α en M'_α, soit chez la plante, soit chez le parasite.

Reçu pour publication en avril 1968.

SUMMARY

STUDY ON THE PROGENY OF TWO BEAN CROSSES INFECTED WITH DIFFERENT PHYSIOLOGICAL RACES OF ANTHRACNOSE

This study is meant to prove, on the F_3 and F_4 descendants of two bean crosses that the physiological races of Anthracnose employed can be divided into two groups. Inside a group, resistance towards one race involves resistance towards the « lower » races.

Resistance to a race may be governed either by a single dominant gene, or by two duplicate dominant genes or by two complementary dominant genes.

The latter case does not fit with FLOR's theory. Two interpretations of the resistance mechanism are given.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BANNEROT H., 1965. Résultats de l'infection d'une collection de haricots par six races physiologiques d'Anthracnose. *Ann. Amélior. Plantes,* **15** (2), 201-222.

BLACK W., MASTENBROEK C., MILLS W. R., PETERSON L. C., 1953. A proposal for an international nomenclature of races od *Phytophthora infestans* and of genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives. *Euphytica,* **2** (3), 173-179.

FLOR H. H., 1956. The complementary genic systems in flax and flax rust. *Adv. Genet.,* **8,** 29-55.

ZADOCKS J. C., 1959. On the formation of physiologic races in plant parasites. *Euphytica,* **8,** 104-116.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (2), 181-215.

INFLUENCE DES TEMPÉRATURES DE CONSERVATION DES BULBES SUR L'ÉLONGATION, LA FLORAISON ET LA BULBIFICATION DE LA TULIPE (*TULIPA GESNERIANA L.*)

M. LE NARD, J. COHAT

Station d'Amélioration de la Pomme de terre et des Plantes à bulbes, 29 N - Landerneau
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Des bulbes de 3 variétés de Tulipe (*Paul Richter, Olaf, Pax*) ont été conservés après séchage dans des conditions différentes : 18° à 20°C, 10°C, 2° à 3°C, ou ont subi les alternances de températures suivantes : 18° à 20°C suivi de 10°C ou 2° à 3°C, 2° à 3°C suivi de 10°C et 2° à 3°C suivi de 30°C, à des époques et pendant des durées différentes. Après conservation, les plantations ont été faites dans une serre dont la température était maintenue entre 14° et 16°C.

Il a été mis en évidence que les basses températures sont nécessaires à l'induction de la bulbification et à la stimulation de l'élongation, mais celle-ci pour se manifester exige au moment de la plantation la présence d'organes bien différenciés (feuilles, fleur, racines) dans le bulbe. Le déclenchement de la bulbification exerce une action inhibitrice sur l'élongation pouvant dans certains cas, entraîner l'absence de toute élongation (boulage).

Une induction due à une conservation préalable au froid, pouvant durer 10 semaines, est effacée par un passage des bulbes à 30°C.

I. — INTRODUCTION

La physiologie de la Tulipe a fait l'objet d'importants travaux aux Pays-Bas dès 1918, sous la direction de Blaauw. Avec ses collaborateurs, il a étudié l'influence des températures sur la vitesse de différenciation du bourgeon floral et sur la floraison. La synthèse de ces divers travaux a été réalisée par plusieurs auteurs (Went, 1948 ; Purvis, 1938 ; Hartsema, 1961 ; Nitsch, 1965 ; Vegis, 1965 ; Rees, 1966) et ces données, maintenant classiques, ne seront rappelées que très brièvement.

Lors de sa récolte, un bulbe de Tulipe présente un bourgeon central qui a différencié une ou deux ébauches de feuilles. Cette différenciation va se poursuivre, et au bout d'un certain temps le bourgeon floral sera complet (3 à 5 feuilles et une fleur composée de 6 sépales, 6 étamines et 3 carpelles). En général seul le bourgeon central

formera une fleur et les bourgeons axillaires des autres écailles différencieront des ébauches d'écailles (partiellement visibles à la récolte), qui donneront plus tard les bulbes-fils.

Blaauw et *al.* (cités par Hartsema, 1961) exposèrent des bulbes nouvellement récoltés à onze températures différentes s'échelonnant de 1,5°C à 35°C, par intervalles variant de 2,5°C à 4°C. Cette expérience démontra que la différenciation la plus rapide se produisait à 17°-20°C. En deçà et au-delà de ces températures, la différenciation est ralentie. « Après la fleur, les racines seront formées » (Hartsema, 1961), et tous les organes de la future plante sont présents dans le bulbe dès l'automne. Mais après plantation au champ, ce n'est qu'au printemps suivant que l'on observera la croissance aérienne et par conséquent la floraison.

Pour mettre au point une méthode de préparation des bulbes pour un forçage précoce, Blaauw et *al.* étudièrent l'influence des températures sur la croissance et la floraison. L'essentiel de leurs résultats est résumé par la figure 1. Après la récolte, l'emploi de la succession de températures indiquée sur ce graphique permettait d'obtenir « un maximum de précocité, lié à une qualité optimum » (Hartsema, 1961).

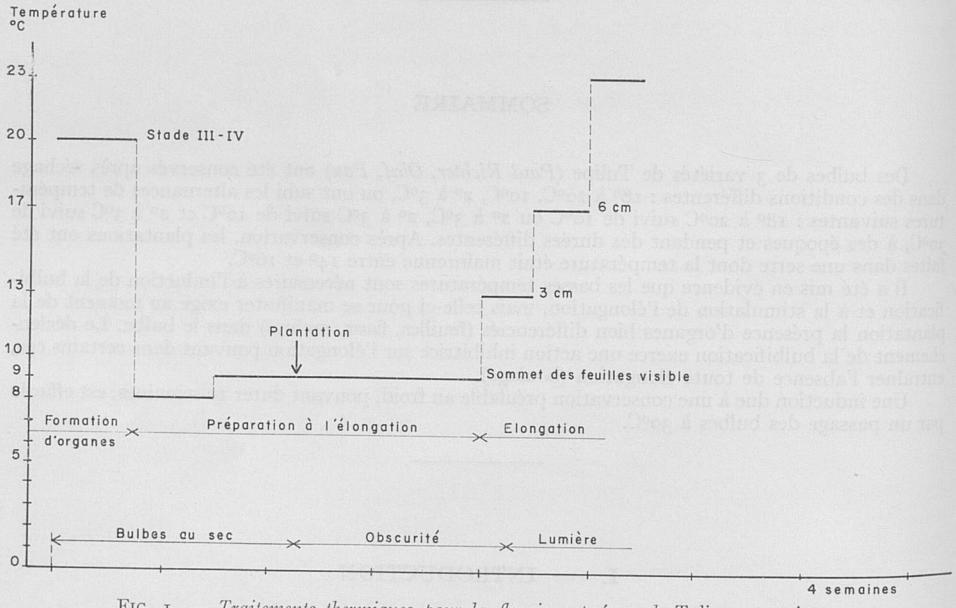


Fig. 1. — *Traitements thermiques pour la floraison précoce de* Tulipa gesneriana « W. Copland » (d'après Hartsema, Luyten et Blaauw, 1930, cités par Hartsema, 1961).

Cette courbe permet de distinguer 3 phases aux exigences thermiques différentes, dans le cycle de la Tulipe :

1° différenciation d'organes, à température élevée ;
2° préparation à l'élongation, à basse température ;
3° élongation à température élevée.

L'étude de la floraison constituait l'objet essentiel des travaux des chercheurs hollandais. La bulbification, en particulier son déterminisme, ne semble pas avoir retenu leur attention.

Au cours de l'année 1965, nos premiers travaux ont consisté à essayer de transposer les données hollandaises au forçage des bulbes produits dans le Finistère. En dehors de leurs résultats pratiques qui ne seront pas relatés ici, ces premières expériences nous ont conduit à un certain nombre de constatations.

1° Une température de 2°-3°C est favorable à la préparation de l'élongation, mais une conservation prolongée à cette température entraîne une réduction de l'élongation. Celle-ci est très rapide, mais de courte durée. Les plantes sont chétives et les fleurs avortent.

2° Après une conservation de six mois à 2°-3°C, des bulbes remis au sec, à une température de 18°-20°C, voient leur bourgeon floral et leurs écailles se dessécher, alors que leurs bourgeons axillaires produisent des bulbes-fils. Par analogie à ce qui est observé chez la Pomme de terre, ce phénomène, caractérisé par une bulbification sans émission d'organes aériens, a été désigné sous le nom de boulage.

Jusqu'à ce jour, ce phénomène n'a pas été mentionné dans la littérature pour la Tulipe. Cependant SCHAUENBERG (1964) signale qu'il a pu être observé chez plusieurs Lis, Amaryllis et Fritillaires, un phénomène nommé « chrysalidation », et qui paraît identique à ce que nous appellerons boulage. Dans le cas de nos expériences, celui-ci semble imputable à l'action du froid, car des bulbes conservés à 18°-20°C, pendant plus de 10 mois, ne manifestent aucune bulbification.

Ces observations nous ont conduit à étudier le rôle de la température dans le déterminisme de la bulbification chez la Tulipe. Il paraissait, en particulier, intéressant de voir si la réduction d'élongation et la bulbification n'étaient pas deux phénomènes présentant des liens entre eux, comme cela avait déjà été constaté pour la croissance et la tubérisation chez la Pomme de terre, la Ficaire et le Crosne du Japon.

II. — DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

L'influence de la température sur l'induction et la formation d'organes de réserve (bulbes, tubercules) a fait l'objet d'un certain nombre d'études chez d'autres espèces.

Chez l'Ail (*Allium sativum* L.), MANN et MINGES (1958) ont montré que les bulbes se forment en réponse aux jours longs du printemps et du début de l'été. Mais cette réponse est fortement influencée par la température de conservation des bulbes-mères. Si ceux-ci, ou les plantes, n'ont jamais été exposés à des températures inférieures à 20°C, la bulbification n'a pas lieu, même en jours longs. Si les bulbes-mères ou les plantes ont subi des traitements thermiques corrects, la bulbification en jours longs sera d'autant plus rapide que la température est élevée. Par ailleurs, moins les plantes ont reçu de froid, plus le déclenchement de la bulbification et la maturité sont retardés.

Chez la Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.), les travaux de MADEC (1956, 1958, 1966), MADEC et PERENNEC (1955, 1962), PERENNEC et MADEC (1960), ont clairement démontré qu'en cours de conservation le tubercule est le siège d'une évolution physiologique. Le stade ultime de cette évolution est la tubérisation des germes. A ce moment le tubercule a atteint le stade d'incubation, stade atteint d'autant plus tôt que la température de conservation a été plus élevée (20°C) et que l'exposition

à cette température a été plus longue. Quand le stade d'incubation est atteint, la capacité d'élongation des germes est nulle. La croissance de ceux-ci est à tout moment dépendante de l'état physiologique des réserves du tubercule (donc des températures et durées de conservation). La vitesse de croissance est d'abord faible, augmente jusqu'à un maximum, puis elle décroît et devient nulle (stade d'incubation).

COURDUROUX (1966 *a*, *b*) et LAGARDE (1966) en étudiant la tubérisation, respectivement chez la Ficaire (*Ficaria ranunculoides* MOENCH) et chez le Crosne du Japon (*Stachys Sieboldi* MIQU.) ont mis en évidence l'existence de deux phases bien distinctes : une phase d'induction de la tubérisation et une phase d'explicitation (réalisation du phénomène) de la tubérisation. Ces phases présentent des exigences thermiques différentes. Ainsi, dans le cas du Crosne du Japon, l'induction nécessite des températures élevées (23°C pendant 8 semaines au minimum). Par contre, l'explicitation de la tubérisation exige une température plus basse (15°C pendant 3 semaines). Dans le cas de la Ficaire, c'est le froid qui est indispensable pour induire la tubérisation (5° à 7°C pendant 12 semaines au minimum). Pour que celle-ci puisse s'expliciter, des températures élevées (20° à 25°C pendant 2 semaines) doivent succéder aux basses températures. En outre, chez la Ficaire, comme chez le Topinambour, COURDUROUX (1966 *a*, *b*, 1967) a pu mettre en évidence un lien entre inhibition de croissance et tubérisation.

Ces expériences sur le Crosne du Japon et la Ficaire font nettement ressortir la nécessité d'une alternance de températures pour l'induction et l'explicitation de la tubérisation.

III. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Après séchage (1er juillet 1966) des bulbes des trois variétés suivantes : *Paul Richter* (Groupe Darwin), *Olaf* et *Pax* (Groupe Triomphe) ont été placés dans trois conditions de températures différentes :

milieu S : 18° à 20°C
milieu M : 10°C
milieu F : 2° à 3°C

Une partie des bulbes a été maintenue constamment dans ces conditions (lots S, M et F). Une autre partie a subi des alternances de températures, obtenues en réalisant le passage d'une température à l'autre, à des dates et pour des durées différentes. Les diverses combinaisons étudiées sont schématisées sur la figure 2.

Les périodes unitaires de traitement sont de 5 semaines : les indices indiquent le nombre de périodes subies par les bulbes aux diverses conditions figurées par les lettres S, M ou F (ex. : S_2F_2 : 2 fois 5 semaines à 18°-20°C suivies de 2 fois 5 semaines à 2°-3°C).

L'ordre des symboles S, M ou F, indique l'ordre de succession des températures (seule la variété *Paul Richter* a subi un passage à 30°C après conservation à 2°-3°C : lots FC).

Les plantations successives ont été réalisées à l'issue de chaque traitement aux dates suivantes :

P_1 : 5 août 1966.
P_2 : 9 septembre 1966.
P_3 : 14 octobre 1966.
P_4 : 18 novembre 1966.
P_5 : 23 décembre 1966.
P_6 : 27 janvier 1967.

Les plantations ont été effectuées dans une serre maintenue à 14°-16°C. Les expériences préliminaires de 1965 avaient montré que cette température permettait l'enracinement des bulbes sans trop influencer leur élongation ultérieure.

A chaque plantation, des dissections de bulbes ont permis de contrôler l'état de la différenciation du bourgeon floral. Une différenciation complète de ce bourgeon, au moins équivalente au stade G défini par BEIJER (1942) (1) a été observée :

pour la variété *Paul Richter* à à 18°-20°C à partir du lot S_1.
à 10°C à partir du lot M_1.
à 2°-3°C à partir du lot F_3.

pour les variétés *Olaf* et *Pax* à à 18°-20°C à partir du lot S_2.
à 10°C à partir du lot M_2.
à 2°-3°C à partir du lot F_4.

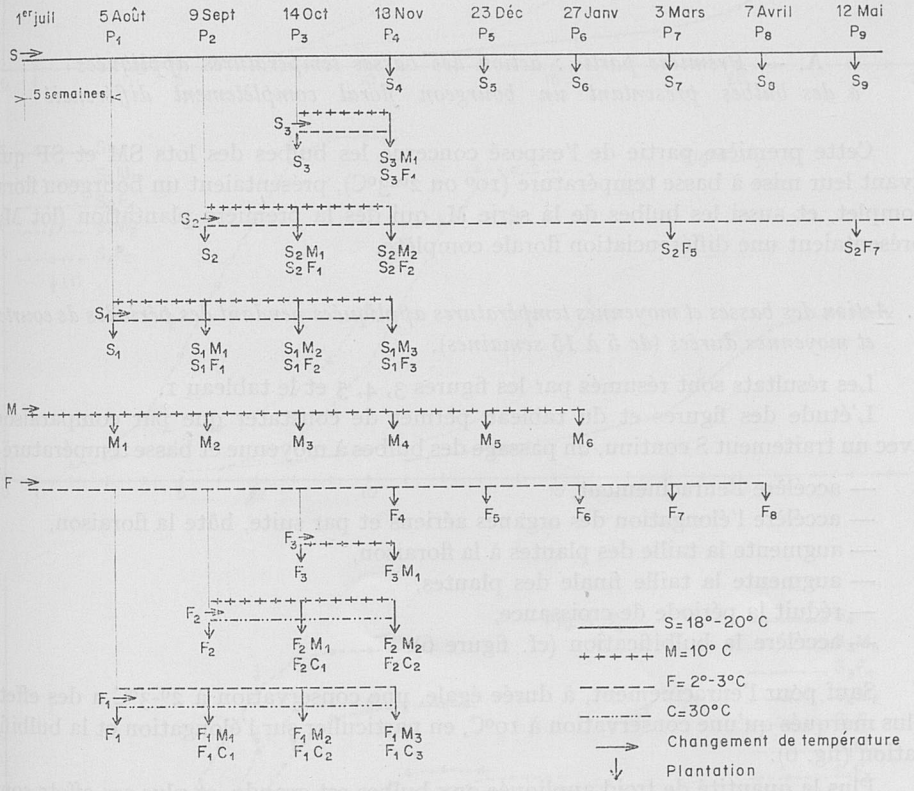


FIG. 2. — *Schéma expérimental des traitements étudiés*

Chaque traitement est représenté par un lot de 24 bulbes plantés en pots individuels contenant de la vermiculite. Des observations hebdomadaires permettent le contrôle de l'enracinement, de l'élongation, de la floraison, et aussi de la bulbification.

Seules des dissections de bulbes permettent de se faire une idée exacte de la présence ou l'absence de bulbification à un moment donné. L'observation du caïeu externe peut cependant fournir des renseignements. Généralement assez plat, il s'arrondit très nettement quand la bulbification s'est

(1) Stades de la différenciation florale, définis par BEIJER.
P_1 : primordia des 3 tépales externes visibles ;
P_2 : promordia des 3 tépales internes visibles ;
A_1 : primordia du premier verticille d'étamines visibles ;
A_2 : primordia du deuxième verticille d'étamines visibles;
G : primordia des 3 carpelles visibles.

déclenchée. C'est d'ailleurs un stade de bulbification nette, c'est-à-dire déjà bien avancée, qui a été retenu pour les notations.

A tout moment, c'est la taille maximum de la plante fournie par la pointe des feuilles, puis par la hampe florale, jusqu'au point d'insertion de la fleur, qui a été retenue pour la construction des courbes de croissance. Il n'a pas été tenu compte de la taille des fleurs, car la fragilité des pétales rend très délicate leur mesure.

IV. — RÉSULTATS OBTENUS AVEC LA VARIÉTÉ *PAUL RICHTER*

A. — *Première partie : action des basses températures appliquées à des bulbes présentant un bourgeon floral complètement différencié*

Cette première partie de l'exposé concerne les bulbes des lots SM et SF qui, avant leur mise à basse température (10° ou 2°-3°C), présentaient un bourgeon floral complet, et aussi les bulbes de la série M, qui dès la première plantation (lot M_1) présentaient une différenciation florale complète.

1. *Action des basses et moyennes températures appliquées pendant des périodes de courtes et moyennes durées (de 5 à 15 semaines).*

Les résultats sont résumés par les figures 3, 4, 5 et le tableau 1.

L'étude des figures et du tableau permet de constater que par comparaison avec un traitement S continu, un passage des bulbes à moyenne et basse température :

— accélère l'enracinement,
— accélère l'élongation des organes aériens et par suite, hâte la floraison,
— augmente la taille des plantes à la floraison,
— augmente la taille finale des plantes,
— réduit la période de croissance,
— accélère la bulbification (cf. figure 6).

Sauf pour l'enracinement, à durée égale, une conservation à 2°-3°C a des effets plus marqués qu'une conservation à 10°C, en particulier sur l'élongation et la bulbification (fig. 6).

Plus la quantité de froid appliquée aux bulbes est grande, et plus ses effets sont nets (pour des durées de traitement allant de 5 à 15 semaines).

2. *Action des basses températures appliquées pendant de longues périodes.*

Des bulbes S_2 (à 18°-20°C jusqu'au 9 septembre) ont été placés ensuite à 2°-3°C pendant 10, 25 et 35 semaines (lots S_2F_2, S_2F_5 et S_2F_7). Les résultats obtenus sont représentés par la figure 7.

Toutes les conclusions notées plus haut sont exactes pour les traitements ne dépassant pas 25 semaines. Par contre après 35 semaines de froid, l'élongation des organes aériens est faible, bien qu'elle se manifeste rapidement. Corrélativement toutes les plantes présentent des fleurs avortées.

Une conservation trop prolongée à 2°-3°C entraîne donc une réduction de l'élon-

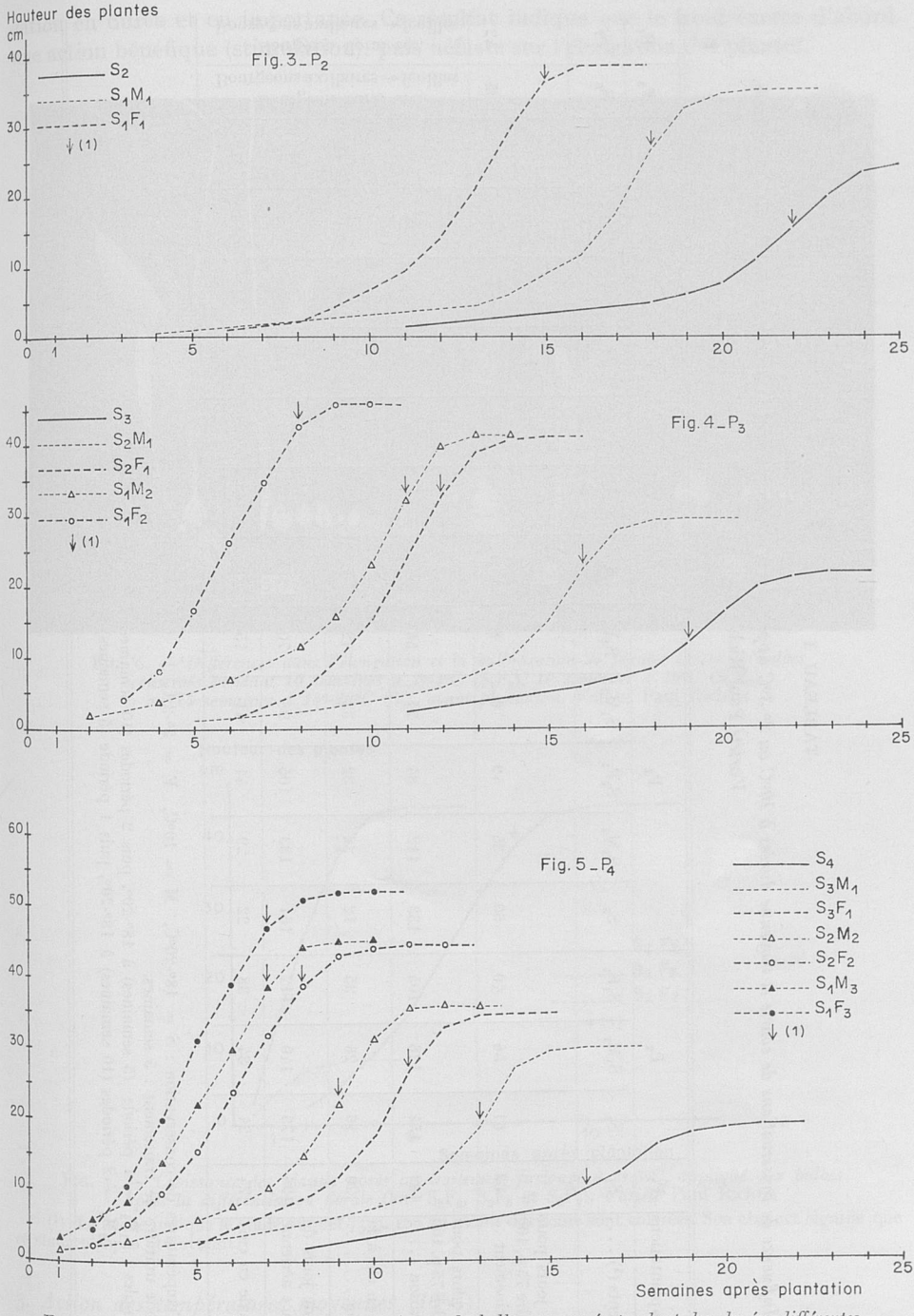


FIG. 3, 4 et 5. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés pendant des durées différentes, après la différenciation florale, à 10°C* (lots SM) *ou 2°-3°C* (lots SF). *Variété* Paul Richter

(1) La flèche indique le stade auquel 75 p. 100 au moins des fleurs sont colorées

TABLEAU I

Influence de conservations de courte et moyenne durées à 10°C ou 2°-3°C appliquées à des bulbes dont la différenciation florale est terminée.
Variété Paul Richter

Ordre des plantations	P_1	P_2			P_3					P_4							P_5	P_7
Traitements (1)	S_1	S_2	S_1M_1	S_1F_1	S_3	S_2M_1	S_2F_1	S_1M_2	S_1F_2	S_4	S_3M_1	S_3F_1	S_2M_2	S_2F_2	S_1M_3	S_1F_3	S_5	S_7
Nbre de jours pour atteindre 75 p. 100 d'enracinement ..	63	61	56	40	60	35	49	6	8	49	10	24	2	5	1	1	35	42
Nbre de jours pour atteindre 75 p. 100 de floraison	182	154	126	105	133	112	84	77	56	112	87	77	63	56	49	49	Bourgeon floral sec. Bourgeons axillaires → feuilles	Bourgeon floral sec. Bourgeons axillaires → feuilles
Hauteur en cm à la floraison	20	16	26	35	12	22	32	32	42	10	17	27	22	39	39	47		
Nombre de jours de croissance aérienne	196	175	140	112	161	133	105	98	70	140	112	98	84	70	77	63		
Taille finale en cm.	24	24	34	38	22	29	41	41	45	19	30	35	36	45	45	52		

(1) Températures de conservation : S = 18°-20°C, M = 10°C, F = 2°-3°C.
Période unitaire de traitement : 5 semaines.
Exemples : S_1F_2 = 1 période (5 semaines) à 18°-20°, puis 2 périodes (10 semaines) à 2-3°C.
S_2M_1 = 2 périodes (10 semaines) à 18°-20°, puis 1 période (5 semaines) à 10°C.

gation en durée et en importance. Ce résultat indique que le froid exerce d'abord une action bénéfique (stimulation), puis néfaste sur l'élongation des plantes.

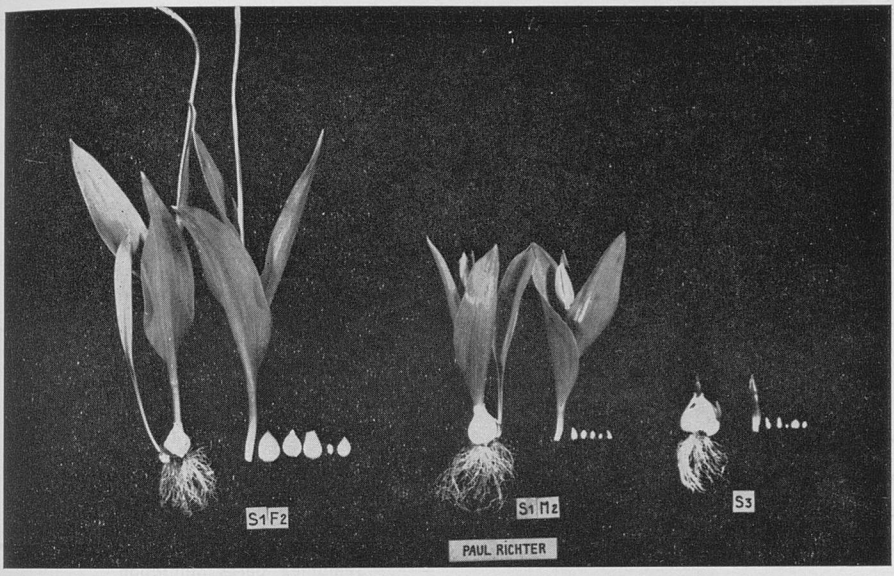


FIG. 6. — *Différences dans l'élongation et la bulbification de plantes issues de bulbes conservés pendant 10 semaines à 2°-3°C* (S_1F_2), *10 semaines à 10°C* (S_1M_2), *ou 15 semaines à 18°-20°C* (S_3), *avant plantation. Variété* Paul Richter

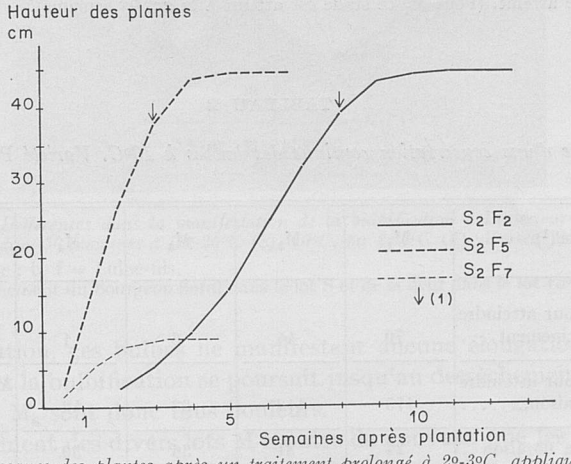


FIG. 7. — *Croissance des plantes après un traitement prolongé à 2°-3°C, appliqué aux bulbes après la différenciation florale* (lots S_2F_2, S_2F_5 et S_2F_7). *Variété* Paul Richter

(1) La flèche indique le stade auquel 75 p. 100 au moins des fleurs sont colorées. Son absence signifie que ce stade n'a pas été atteint.

3. *Action des températures moyennes (10°C).*

La figure 8 et le tableau 2 résument les résultats obtenus avec les bulbes des lots M.

On constate qu'une conservation de plus en plus prolongée à 10°C :

— favorise l'enracinement,

— favorise l'élongation, et augmente la taille finale des plantes, à condition de ne pas dépasser une certaine durée de traitement qui semble être de l'ordre de 20 se-

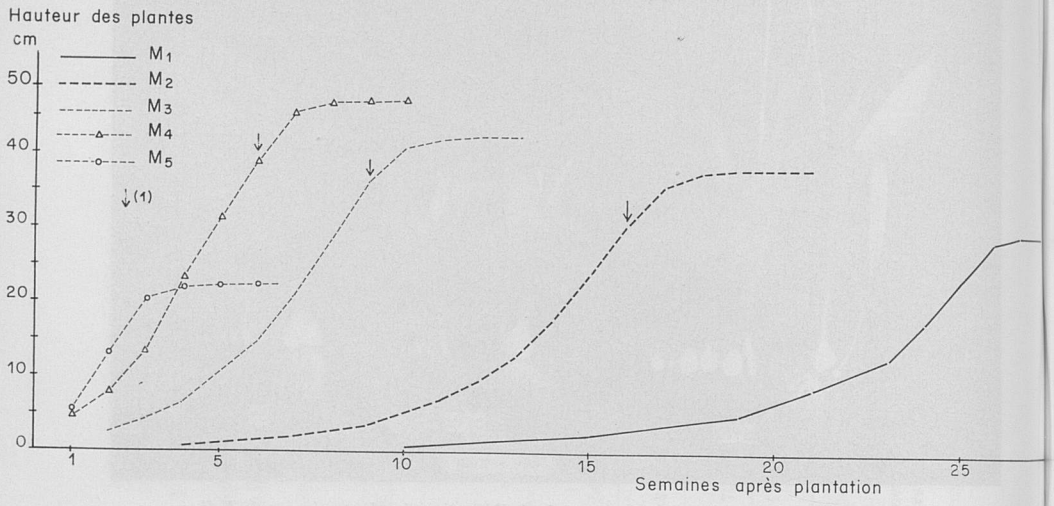


FIG. 8. — *Croissance des plantes après une conservation continue des bulbes, à 10°C* (lots M). *Variété* Paul Richter

(1) La flèche indique le stade auquel 75 p. 100 au moins des fleurs sont colorées. Son absence signifie que ce stade n'a pas été atteint. (Pour M_1 ce stade est atteint à la 25ème semaine).

TABLEAU 2

Influence d'une conservation continue des bulbes à 10°C. Variété Paul Richter

Traitements (1)	M_1	M_2	M_3	M_4	M_5	M_6
Nombre de jours pour atteindre 75 p. 100 d'enracinement....	70	44	6	1	1	Boulage généralisé
Nombre de jours pour atteindre 75 p. 100 de floraison.....	175	112	63	42	Avortement général + 2 bulbes bouleurs	
Hauteur en cm à la floraison ..	24	31	36	39		
Nombre de jours de croissance aérienne	189	133	84	63	35	
Taille finale en cm	30	38	42	47	22	

(1) voir tableau 1.

maines (M_4). Par la suite, pour le lot M_5, l'enracinement est encore rapide, mais l'élongation est réduite. Les fleurs avortent toutes, et en outre 2 bulbes sont bouleurs (boulage notable 21 jours après plantation).

Les bulbes des lots M_6, lors de leur plantation présentent déjà une bulbification avancée (fig. 9).

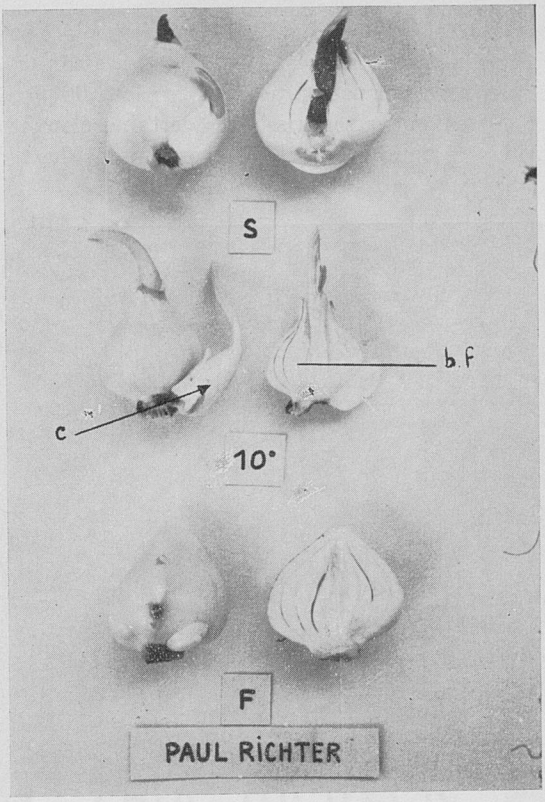


FIG. 9. — *Différences dans la manifestation de la bulbification à l'intérieur de bulbes conservés pendant 30 semaines à 18°-20°C* (S), *10°C, ou 2°-3°C* (F). *Variété* Paul Richter
c = caïeu externe ; b. f = bulbe-fils.
A noter, le dessèchement du bourgeon floral dans le lot S et de la fleur dans le lot 10°C.

Après plantation, ces bulbes ne manifestent aucune élongation (ni racines, ni organes aériens) et la bulbification se poursuit jusqu'au dessèchement total du bulbe-mère. Les bulbes M_6 sont donc tous bouleurs.

Le comportement des divers lots M montre de nouveau que les basses températures peuvent dans une première phase stimuler l'élongation des plantes, alors que dans une deuxième phase elles la réduisent et la rendent même nulle.

4. *Relations entre la bulbification et l'élongation.*

Les résultats exposés plus haut montrent que l'exposition des bulbes aux basses températures (10°C et 2°-3°C) induisent dans un premier temps une meilleure élongation. Si la durée de traitement au froid se prolonge, l'élongation est moins bonne, au

stade extrême il n'y a plus croissance d'organes aériens, et les bourgeons axillaires donnent immédiatement des bulbes-fils. A la température constante de 18°-20°C (S), on n'observe pas de bulbification même après une conservation prolongée (1 an).

Les bulbes M_6 qui n'ont manifesté aucune élongation après plantation, ont leur bourgeon floral desséché. Il en est de même pour les bulbes de la série S à partir de la cinquième plantation (fig. 9).

Cependant ces deux séries M et S diffèrent par les points suivants : la série M_6 présente une bulbification nette (très visible par l'observation du caïeu). Par contre, les bulbes S_5, S_6 et suivants n'ont pas bulbifié (caïeu plat), ils possèdent encore l'aptitude de s'enraciner et peuvent extérioriser une certaine élongation, car une partie des ébauches d'écailles des bourgeons axillaires produisent des feuilles (fig. 10).

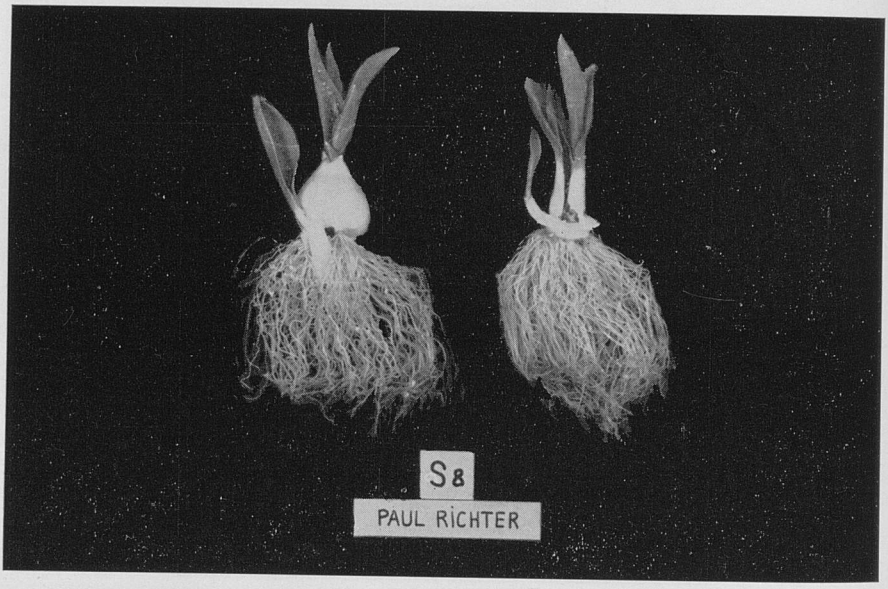


FIG. 10. — *Différenciation et croissance de feuilles à partir de bourgeons axillaires de bulbes conservés pendant 40 semaines à 18°-20°C* (S_8). *Variété* Paul Richter

Après une conservation d'environ un an, au sec à 18°-20°C, il a même été possible d'observer dans certains cas la différenciation d'une fleur à partir d'un bourgeon axillaire (fig. 11).

Le dessèchement du bourgeon floral ne paraît donc pas entraîner l'incapacité d'élongation que l'on observe chez le lot M_6.

La figure 12 présente des plantes des lots S_1F_3, S_2F_2, S_3F_1 et S_4.

Pour chaque traitement, la plante de gauche est entière. Celle de droite a été coupée longitudinalement pour le lot S_4 (écailles du bulbe-mère encore turgescentes, absence de bulbification). Pour les lots S_1F_3, S_2F_2 et S_3F_1, on a tout simplement enlevé les écailles du bulbe-mère, ce qui permet d'observer une bulbification importante. Ces plantes diffèrent non seulement par le degré de bulbification, mais aussi par leur taille et leur degré de maturité. Entre les deux extrêmes, S_4 (plantes vertes,

petites, ne présentant pas de bulbification) et S_1F_3 (grandes plantes, mûres, écailles du bulbe-mère vidées, bulbification importante), les lots S_3F_1 et S_2F_2 représentent des états intermédiaires.

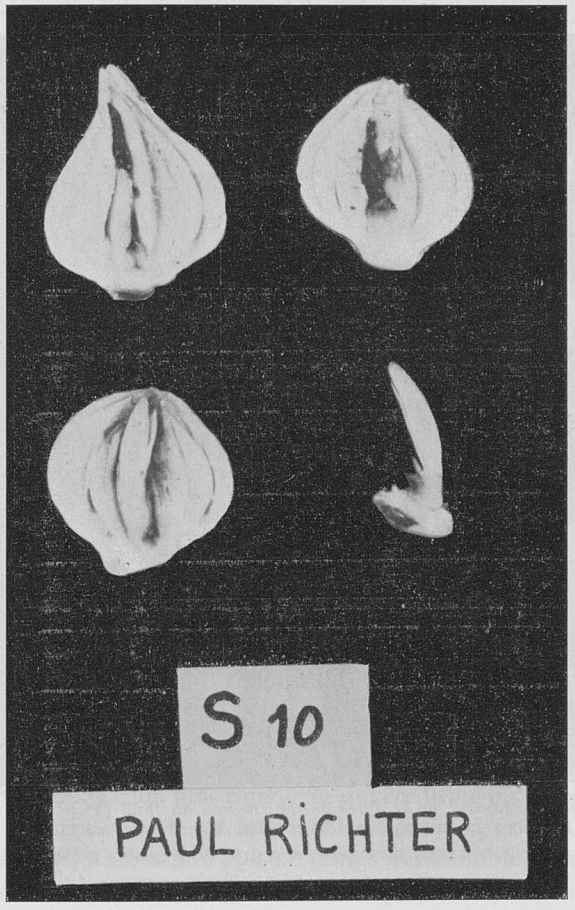


FIG. 11. — *Différenciation d'un nouveau bourgeon floral à partir d'un bourgeon axillaire dans des bulbes conservés pendant 50 semaines à 18°-20°C* (S_{10}). *Variété* Paul Richter
Le bourgeon floral principal, desséché, apparaît en sombre.

L'élongation devient de plus en plus forte et la bulbification de plus en plus rapide à mesure que se prolonge le traitement par le froid. Les deux phénomènes, élongation et bulbification, sont induits simultanément.

Par conservation des bulbes en milieu sec, il est possible de limiter l'élongation. Cependant, dans ces conditions, la bulbification peut se faire comme le montrent les bulbes conservés continuellement à 10°C (lots M). Au moment de la plantation, les bulbes M_6 ont commencé à bulbifier, et les bulbes M_5 présentent des bourgeons axillaires plus gros que le lot S_5. Dans le lot M_6 le boulage est généralisé. Dans le lot M_5 les plantes ont une faible élongation, des fleurs avortées, et leur bulbification est rapide (elle est visible dès le 21e jour dans les deux bulbes bouleurs).

Pour les bulbes conservés à 2°-3°C, il faut attendre 35 semaines (S_2F_7) pour obtenir un résultat analogue à M_5 (25 semaines à 10°C). Le déclenchement de la bulbification obtenu par une exposition de longue durée des bulbes au sec, à des températures basses, s'accompagne donc d'une réduction partielle (taille réduite des

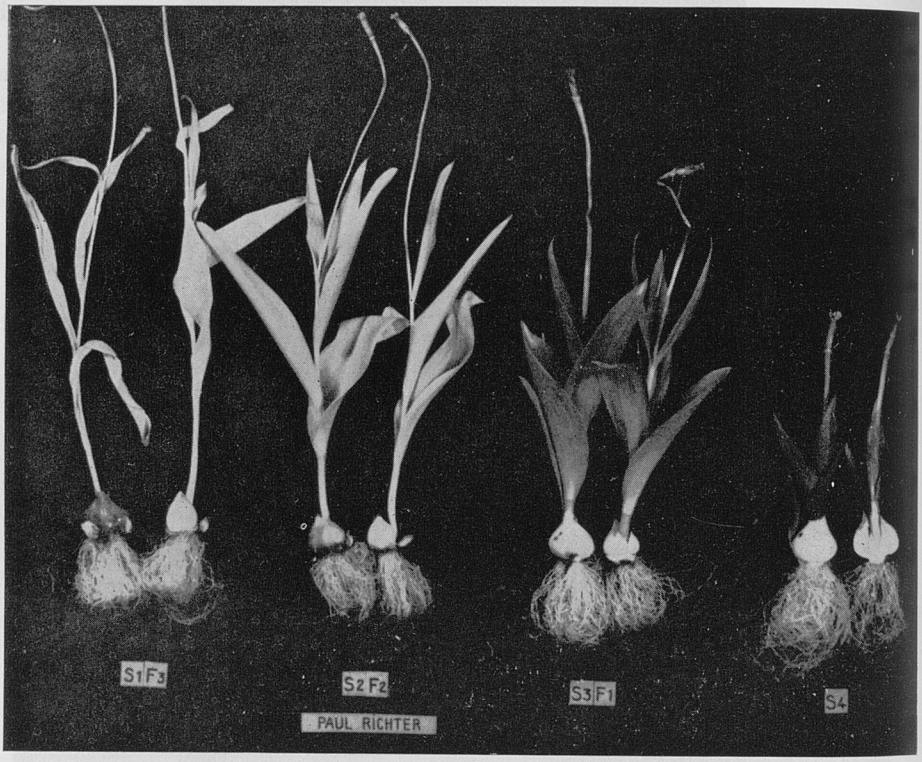


FIG. 12. — *Influence de la durée de conservation au froid* (2°-3°C) *des bulbes, sur l'élongation et la bulbification. Variété* Paul Richter

Pour chaque lot : à gauche, une plante entière, et à droite une plante décortiquée, ou coupée longitudinalement pour S_4.

S_1F_3 = 15 semaines à 2°-3°C, S_2F_2 = 10 semaines à 2°-3°C, S_3F_1 = 5 semaines à 2°-3°C et S_4 = 20 semaines à 18°-20°C.

plantes et avortement des fleurs) ou totale (boulage) de l'élongation. Cette bulbification se produit plus tôt à 10°C qu'à 2°-3°C. Ceci paraît être contradictoire avec le fait signalé précédemment que l'action inductrice de 2°-3°C est plus forte que celle de 10°C. Nous verrons plus loin que cette contradiction n'est qu'apparente.

Nous avons vu plus haut que la prolongation du traitement à basse température réduit la période de croissance. Cette réduction influence la floraison, dans le sens d'épanouissement de la fleur. Quand la durée de croissance est brève, à la suite d'une trop longue exposition au froid, la fleur se dessèche. Ce phénomène se manifeste même si une certaine croissance aérienne est possible (avortement des fleurs dans les lots M_5 (tabl. 2, et S_2F_7, fig. 7), et à plus forte raison dans le cas du boulage (dessèchement, du bourgeon floral entier). En limitant l'élongation en durée, un excès de froid entraîne donc une absence de floraison.

B. — *Deuxième partie : action du froid (2°-3°C) appliqué à des bulbes présentant un bourgeon floral incomplètement différencié* (froid précoce)

Cette deuxième partie concerne les résultats des séries F et FM (cf. schéma expérimental). Les bulbes de ces lots au début du traitement à 2°-3°C, présentaient un bourgeon floral ne possédant encore que 2 à 3 ébauches de feuilles. Dans les bulbes conservés à 2°-3°C, la différenciation complète de la fleur n'est observée qu'à partir du lot F_3.

1. *Influence d'une conservation à 2°-3°C* (lots F).

Les résultats obtenus avec cette série de bulbes (fig. 13, tabl. 3), se caractérisent par une absence pratiquement complète de plantes à croissance normale, et par la présence d'un très grand nombre de bouleurs.

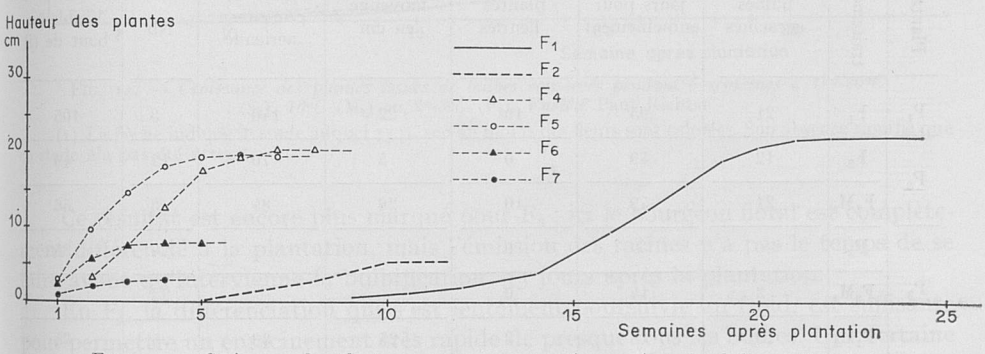


FIG. 13. — *Croissance des plantes après une conservation continue des bulbes à 2°-3°C* (lots F). *Variété* Paul Richter

Pour comprendre le comportement du lot F_1, il est nécessaire de le comparer (fig. 14) à celui des lots M et S, déjà examinés dans la première partie de ce chapitre.

F_1 présente une élongation plus rapide, ce qui confirme qu'un passage des bulbes au froid stimule l'élongation. M_1 est intermédiaire entre F_1 et S_1. Cependant l'enracinement des bulbes F_1 a demandé plus de temps que celui des lots M_1 et S_1 : après plantation, 75 p. 100 des bulbes sont enracinés au bout de :

63 jours pour le lot S_1 (tabl. 1),
70 jours pour le lot M_1 (tabl. 2),
95 jours pour le lot F_1 (tabl. 3).

La raison de ceci est qu'au moment de la plantation les bulbes S_1 et F_1 diffèrent beaucoup par le degré de différenciation des organes : S_1 présente un bourgeon floral complet, alors que celui de F_1 ne possède encore que des ébauches de feuilles. La différenciation des racines ne se produisant qu'après celle de la fleur (HARTSEMA, 1961), ceci explique que le lot F_1 s'enracine moins tôt que les lots S_1 et M_1.

La croissance active de la plante ne pouvant avoir lieu qu'après son enracinement, celle du lot F_1 s'est trouvée retardée, mais s'est ensuite réalisée plus rapidement que celle des deux autres lots. L'effet stimulateur du froid sur l'élongation ne peut donc s'extérioriser que lorsque les bulbes possèdent des organes (bourgeons, racines) suffisamment différenciés.

Le tableau 3 indique que la bulbification est d'autant plus rapide que la durée du traitement à 2°-3°C est prolongée (105 jours pour F_1, 49 pourF_2, 35 pour F_3, 21 pour F_4, 7 pour F_7). Ceci confirme l'effet inducteur du froid sur la bulbification, déjà noté au chapitre précédent, et indique en outre que cette induction peut se réaliser indépendamment de l'état de différenciation des organes de la future plante.

TABLEAU 3

Influence de conservations continues au froid (2°-3°) ou au froid suivi d'une température moyenne (10°C). Variété Paul Richter

Plantations	traitements (1)	Nombre de bulbes enracinés	Nombre de jours pour enracinement	Nombre de plantes fleuries	Taille finale moyenne en cm	Nombre de jours de croissance aérienne	Boulage	
							Nb	Visible au bout de (j)
P_1	F_1	21	95	10	22	140	3	105
P_2	F_2	12	49	0	5	70	12	49
	F_1M_1	21	49	10	28	84	3	56
P_3	F_3	0		0			24	35
	F_2M_1	2	14	0			22	21
	F_1M_2	19	18	3	25	63	5	35
P_4	F_4	21	7	0	20	49	3	21
	F_3M_1	21	6	0	18	42	3	14
	F_2M_2	19	2	0	14	35	5	14
	F_1M_3	23	1	0	25	42	1	21
P_5	F_5	24	2	0	19	35	0	
P_6	F_6	24	1	0	8	28	0	
P_7	F_7	14	1	0	3	21	10	7
P_8	F_8	Bulbification visible à la sortie du froid						

(1) voir tableau 1

Sur la figure 13 et le tableau 3, on note que si le lot F_1 manifeste une croissance assez bonne, celle de F_2 est très mauvaise et celle de F_3 nulle (boulage total). Puis une croissance relativement importante s'observe de nouveau pour F_4 et F_5 avant une nouvelle chute de F_6 à F_8 (boulage total).

F_2, comme F_1, n'a pas une fleur entièrement différenciée au moment de la plan-

tation. Mais sa bulbification, comme on vient de le voir, est plus fortement induite que celle de F_1, et commence à se manifester alors que la moitié seulement des plantes ont eu le temps de s'enraciner. Il en résulte un grand nombre de bouleurs, et une croissance très faible chez les autres.

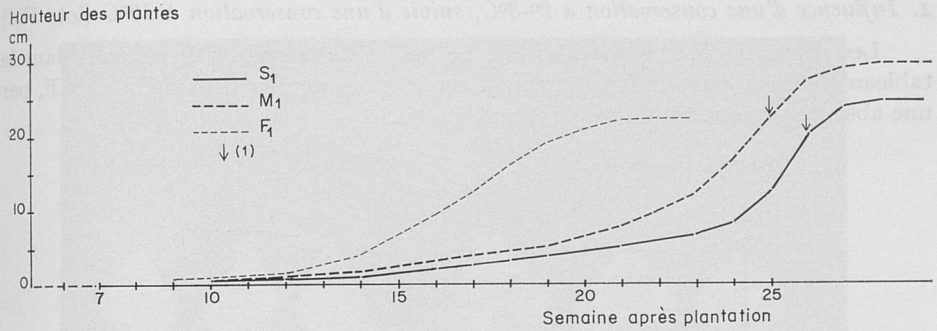


FIG. 14. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés pendant 5 semaines à 18°-20°C* (S_1), *10°C* (M_1) *ou 2°-3°C* (F_1). *Variété* Paul Richter

(1) La flèche indique le stade auquel 75 p. 100 au moins des fleurs sont colorées. Son absence signifie que ce stade n'a pas été atteint.

Ce résultat est encore plus marqué pour F_3 : ici le bourgeon floral est complètement différencié à la plantation, mais l'émission des racines n'a pas le temps de se faire avant qu'intervienne la bulbification, 35 jours après la plantation.

En F_4, la différenciation qui s'est lentement poursuivie au froid, est suffisante pour permettre un enracinement très rapide de presque tous les bulbes. Une certaine élongation a donc le temps de se manifester, avant que la bulbification, elle-même accélérée, ne vienne mettre un terme à la croissance. Corrélativement le nombre de bouleurs est faible.

En F_5 et F_6 l'enracinement est quasi instantané, il n'y a plus de vrais bouleurs, grâce à la croissance très rapide, malgré une très forte induction de la bulbification.

C'est de nouveau la bulbification qui prend le pas sur l'élongation en F_7, et surtout en F_8 dont la bulbification était déjà commencée au moment de la plantation (ceci indique d'ailleurs que la bulbification peut s'extérioriser à une température aussi basse que 2°C).

Ainsi, ces résultats apparemment aberrants s'expliquent par la nécessité d'une différenciation des organes, et en particulier de l'émission des racines, avant que la croissance puisse se manifester. Les observations sur cette série de traitements confirment les conclusions de la première partie de ce chapitre :

— le froid stimule la croissance dès qu'elle est possible. Ceci est vrai non seulement pour F_1, comme on l'a vu, mais aussi pour les autres lots : comparer F_2 et F_4 (fig. 13) avec les traitements correspondants S_2 (fig. 3) et S_4 (fig. 5) dont la croissance est notablement plus tardive ;

— le froid induit la bulbification ;

— la bulbification effective inhibe l'élongation.

Nous avons vu précédemment qu'un excès de froid, en provoquant une réduction de l'élongation peut entraîner une absence de floraison. Nous voyons mainte-

nant qu'une absence de floraison peut être aussi la conséquence d'un traitement de courte durée à 2°-3°C (5 à 10 semaines) appliqué à des bulbes dont les organes (fleur et racines) sont incomplètement différenciés. Du point de vue pratique, cette observation est importante.

2. *Influence d'une conservation à 2°-3°C, suivie d'une conservation à 10°C* (lots FM)

Les résultats obtenus avec les lots de bulbes de la série FM, résumés dans le tableau 3 et les figures 15, 16 et 17, sont caractérisés, comme ceux de la série F, par une absence presque totale de plantes normales.

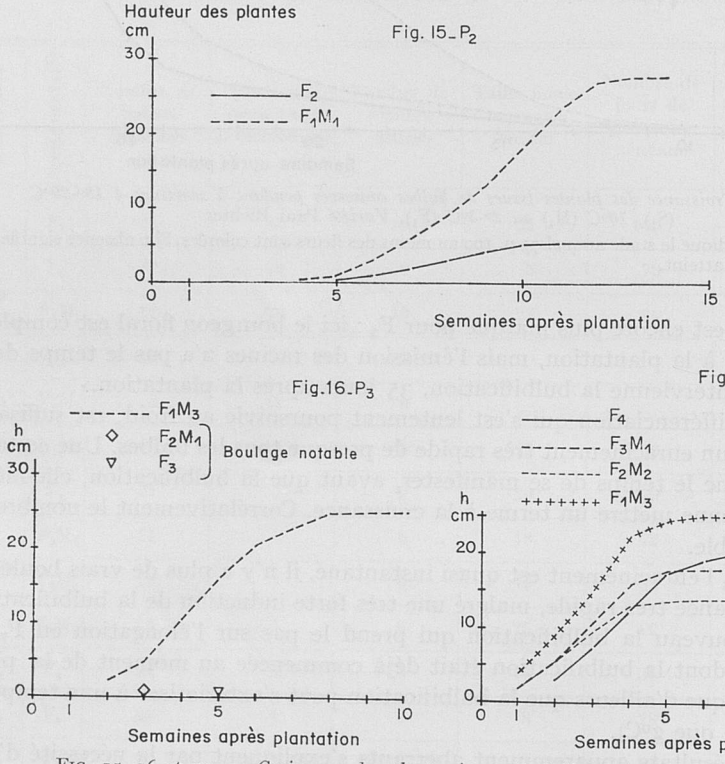


FIG. 15, 16 et 17. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés à 2°-3°C* (F) *ou ayant subi l'alternance: 2°-3°C suivi de 10°C* (FM). *Variété* Paul Richter

La lecture du tableau 3 indique que très souvent la bulbification des lots FM est aussi rapide, et même plus rapide que celle des lots F de la même plantation (F_2M_1 comparé avec F_3, F_2M_2 et F_3M_1 avec F_4).

Une expérience réalisée avec des bulbes F_6, mis pendant 5 semaines à 10°C (F_6M_1) ou maintenus pendant la même période à 2°-3°C (F_7), illustrée par la figure 18, montre que pour un même niveau d'induction de la bulbification au départ, celle-ci se manifeste plus vite à 10°C qu'à 2°-3°C.

Nous retrouvons ici la contradiction apparente déjà signalée dans la première partie de ce chapitre au sujet de la bulbification plus précoce à 10°C qu'à 2°-3°C, lorsque ces conditions sont suffisamment prolongées, bien que la température de

2°-3°C exerce une action inductrice plus forte que 10°C. La comparaison (fig. 19) des lots F_3 et M_3, photographiés 63 jours après plantation à 14°-16°C le confirme : l'induction plus forte à 2°-3°C se traduit par une bulbification du lot F_3 nettement plus rapide que celle du lot M_3 après transfert à 14°-16°C. Le même phénomène a été vérifié pour F_1 et M_1, F_2 et M_2.

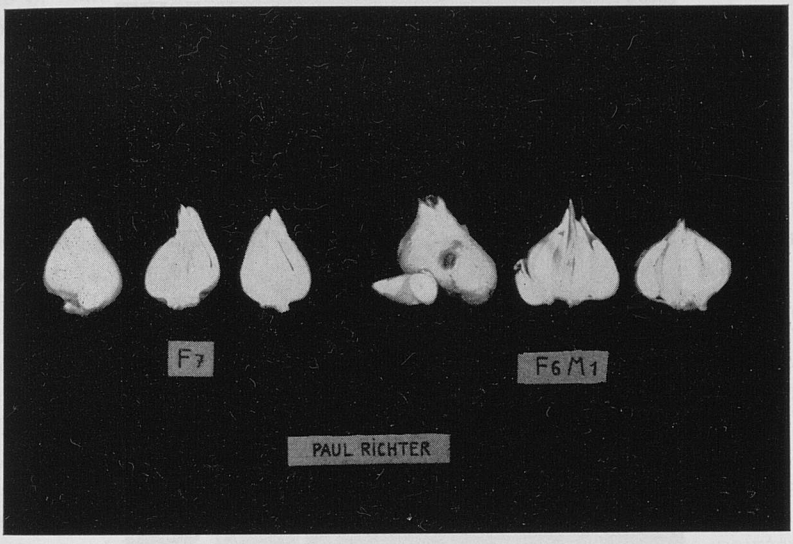


FIG. 18. — *Différences dans la manifestation de la bulbification à l'intérieur de bulbes constamment conservés à 2°-3°C* (F_7) *ou ayant subi l'alternance* F_6M_1. *Variété* Paul Richter
A noter, pour F_6M_1, le caïeu externe arrondi du bulbe entier (à gauche) et l'importance des bulbes-fils dans le bulbe coupé longitudinalement (à droite).

Par contre, si la condition de conservation initiale, soit 10°C, soit 2°-3°C, est prolongée, la bulbification est réalisée plus tôt à 10°C (lot M_6) qu'à 2°-3°C où il faut attendre 10 semaines de plus (lot F_8).

La rapidité d'extériorisation de la bulbification ne dépend donc pas seulement du niveau de l'induction, mais aussi des conditions de milieu dans lequel est placé le bulbe préalablement induit.

Ceci peut s'expliquer si l'on se réfère aux définitions par COURDUROUX (1966 *a*, *b*) sur la Ficaire et LAGARDE (1966) sur le Crosne du Japon, des processus d'induction et d'explicitation de la tubérisation.

Chez ces espèces les températures favorables à l'induction sont nettement différentes des températures favorables à l'explicitation de la tubérisation.

Chez la Tulipe nos résultats suggèrent des phénomènes analogues : l'induction nécessite des températures basses. A 2°-3°C elle est plus forte qu'à 10°C. La manifestation de la bulbification (explicitation) se réalise plus rapidement, si après induction, les bulbes sont placés à une température plus élevée.

Ceci est au moins vrai pour des températures comprises entre 2°C et 16°C. Ainsi il est possible de constater par exemple, d'après le tableau 3, qu'un bulbe F_2 mis à 14°-16°C bulbifie d'une façon nette plus tôt qu'un bulbe F_2M_1 ou qu'un bulbe F_3

(compte tenu de l'écart de 5 semaines entre deux plantations successives, nous avons 119 jours pour F_2, 126 pour F_2M_1 et 140 pour F_3).

De même, la comparaison des lots $F_6 M_1$ et F_7 (fig. 18) indique que pour un même niveau d'induction au départ, le milieu 10°C est plus favorable à l'explicitation que 2°-3°C. Une observation analogue a pu être réalisée sur les bulbes F_3M_1

FIG. 19. — *Différences dans la croissance des plantes issues de bulbes conservés pendant 15 semaines à 2°-3°C* (F_3) *ou 10°C* (M_3). *Variété* Paul Richter
A noter, pour F_3, l'absence d'élongation et la présence d'une bulbification importante.

et F_2M_2 lors de leur plantation. Alors que les bourgeons des bulbes F_4 sont encore plats, ceux des lots F_3M_1 et F_2M_2 sont plus gros et les caïeux externes sont plus arrondis. Bien qu'une bulbification très nette ne soit notée que 14 jours après plantation à 14°-16°C, elle avait déjà commencé à se réaliser à 10°C, avant plantation dans les bulbes F_3M_1 et F_2M_2. Par contre, dans les bulbes F_4, il n'y avait aucune manifestation de bulbification avant la plantation.

Par ailleurs, la comparaison du comportement des lots FM avec celui des lots F (tabl. 3), indique que l'explicitation de la bulbification ne devient rapide que si

l'induction est suffisante. Les lots F_2 et F_3 bulbifient plus rapidement que F_1, F_1M_1 et F_1M_2 lorsqu'ils sont ensuite placés à 14°-16°C.

Si les bulbes sont maintenus à température constante, ils bulbifient plus tôt à 10°C qu'à 2°-3°C. A 2°-3°C l'induction est forte, mais l'explicitation se fait lentement. Elle est visible après 40 semaines de traitement (lot F_8). Par contre, la température 10°C, bien que moins inductrice, permet une explicitation plus précoce de la bulbification. Celle-ci est nette au bout de 30 semaines (lot M_6).

Le tableau 3 et les figures 15, 16 et 17 indiquent que les lots FM présentent des croissances qui peuvent être meilleures, ou moins bonnes que celles des lots F. Le nombre de bulbes enracinés et la vitesse d'enracinement sont en général supérieurs à ceux des lots F. Au début du traitement M, les bulbes possèdent des organes incomplètement différenciés, comme nous l'avons déjà signalé. A 10°C, la différenciation se poursuit plus rapidement qu'à 2°-3°C, 10°C étant plus proche des conditions optimales. A la fin de tous les traitements FM, la présence d'un bourgeon floral complet est notable. Cette différenciation permet donc aux organes de réagir à une stimulation par le froid. Mais comme la bulbification a déjà commencé à se réaliser, au moment de la plantation, dans certains lots FM, leur élongation ultérieure est limitée. Seuls échappent à cette règle les bulbes F_1M_1 et F_1M_2 qui n'ont reçu qu'une faible induction avant leur passage à 10°C, et qui manifestent une croissance nettement supérieure à celle des lots F des mêmes plantations.

Le passage d'un milieu inducteur dans un milieu plus favorable à l'explicitation favorise le déclenchement de la bulbification dans des bulbes maintenus au sec, et peut limiter de ce fait l'élongation après plantation. Cette limitation sera d'autant plus nette que l'induction sera forte et que les bulbes seront ensuite maintenus pendant longtemps dans un milieu favorable à l'explicitation de la bulbification.

C. — *Troisième partie : action d'une température élevée* (30°C) *appliquée après du froid précoce*

Seuls des lots F_1 et F_2 furent soumis à ce traitement. La température de 30°C fut appliquée à des bulbes maintenus au sec.

Les résultats figurent sur les figures 20, 21, 22 et le tableau 4.

Les bulbes F_1C et F_2C ont une croissance lente, mais normale. Ils ne manifestent pas de boulage comme les lots F correspondants (leur bulbification a été très tardive comme celle des lots S). Par ailleurs, leur élongation, proche de celle des lots S, n'extériorise aucune trace de stimulation due au froid (fig. 20 : comparaison de F_1C_1 avec F_1). Un passage des bulbes à 30°C paraît donc effacer l'influence préalable d'un traitement à 2°-3°C dont la durée peut atteindre 10 semaines au moins.

Cependant les bulbes FC diffèrent des lots S, car de nombreux bourgeons axillaires produisent des feuilles et même parfois des fleurs.

Ainsi il a été possible de constater que, en moyenne, par bulbe :

— dans le lot F_1C_1 : 2,3 bourgeons axillaires avaient émis une ou plusieurs feuilles ;

— dans le lot F_2C_1 : 2,0 bourgeons axillaires avaient émis une ou plusieurs feuilles ;

— dans le lot F_1C_2 : 2,8 bourgeons axillaires avaient émis une ou plusieurs feuilles ;

— dans le lot F_2C_2 : 3,5 bourgeons axillaires avaient émis une ou plusieurs feuilles ;

— dans le lot F_1C_3 : 3,6 bourgeons axillaires avaient émis une ou plusieurs feuilles.

Il est à noter que le nombre de bourgeons axillaires émettant des feuilles semble croître pour des durées croissantes de traitement à 30°C (du moins dans les limites de 5 à 15 semaines).

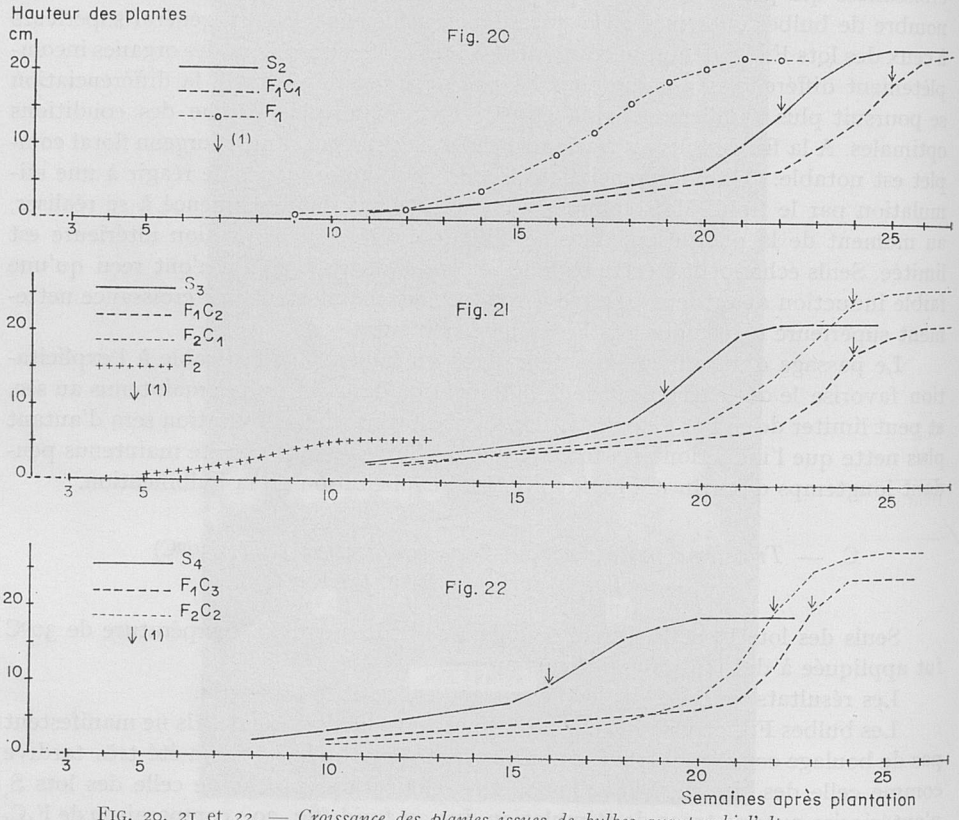


FIG. 20, 21 et 22. — *Croissance des plantes issues de bulbes ayant subi l'alternance 20-30°C suivi de 30°C* (lots FC). *Variété* Paul Richter

(1) La flèche indique le stade auquel 75 p. 100 au moins des fleurs sont colorées. Son absence signifie que ce stade n'a pas été atteint.

Le lot F_2C_2 présentait en outre la particularité de posséder des bourgeons axillaires ayant différencié une fleur (fig. 23). Ainsi, sur 18 bulbes ayant subi ce traitement :

5 bulbes avaient différencié 1 seule fleur (bourgeon principal = B. P.) ;
10 bulbes avaient différencié 2 fleurs (B. P. + 1 axillaire) ;
2 bulbes avaient différencié 3 fleurs, dont une a avorté ;
1 bulbe avait différencié 5 fleurs, dont 3 ont avorté.

Le nombre de fleurs indiqué ci-dessus exclut la fleur que peut parfois émettre le caïeu externe (visible sur la fig. 23) dont la floraison est un phénomène assez courant.

A la fin de l'expérience, un comptage d'écailles sur les bulbes-fils principaux a donné les résultats suivants, pour les lots FC et F de la 4e plantation.

F_4 : 2 écailles.
F_2C_2 : 3,8 écailles.
F_1C_3 : 4 écailles.

TABLEAU 4

Comparaison des croissances des plantes issues de bulbes conservés à 18°-20°C (lots S) *et de bulbes ayant subi du froid précoce* (2°-3°C) *puis 30°C* (lots FC)

Variété Paul Richter

Plantations	P_1	P_2		P_3			P_4		
Traitements (1)	S_1	S_2	F_1C_1	S_3	F_2C_1	F_1C_2	S_4	F_2C_2	F_1C_3
Nbre de jours pour atteindre 75 p. 100 d'enracinement	63	61	98	60	70	56	49	39	36
Nbre de jours pour atteindre 75 p. 100 de floraison	182	154	175	133	168	168	112	154	161
Nbre de jours de croissance aérienne	196	175	189	161	182	189	140	175	168
Hauteur finale en cm	24	24	23	22	26	24	19	28	24

(1) Voir tableau 1.

Les résultats obtenus semblent indiquer qu'un passage des bulbes à 30°C — au moins après un traitement froid préalable — permet une différenciation d'organes particulièrement importante.

Les travaux de l'équipe de Blaauw démontrent qu'à 30°C et à 2°-3°C, les vitesses de différenciation des organes sont faibles et approximativement les mêmes.

Nous avons par ailleurs vérifié qu'un passage au froid n'accélère par la différenciation ultérieure.

Lors de leur plantation, les bulbes F_4, F_2C_2 et F_1C_3 doivent présenter des degrés de différenciation sensiblement égaux. Par la suite, les conditions de milieu étant identiques, la présence d'un nombre d'écailles supérieur dans les bulbes F_2C_2 et F_1C_3 ne peut s'expliquer que par un post-effet du passage à 30°C.

Ces divers résultats et observations suggèrent que le froid, en permettant le déclenchement rapide de la bulbification, pourrait entraîner un blocage ultérieur de toute différenciation d'organes. Par contre, un passage à 30°C, en supprimant l'induction due au froid, permettrait la reprise, ou la poursuite, de cette différencia-

tion. Celle-ci peut aller jusqu'à la formation de fleurs par les bourgeons axillaires qui dans les bulbes conservés au froid donnent des bulbes-fils. Le comportement des bulbes conservés pendant de longues durées, à 18°-20°C (émission d'organes aériens par les bourgeons axillaires) pourrait s'expliquer de la même façon. Des travaux en cours devraient nous permettre de mieux élucider ce problème.

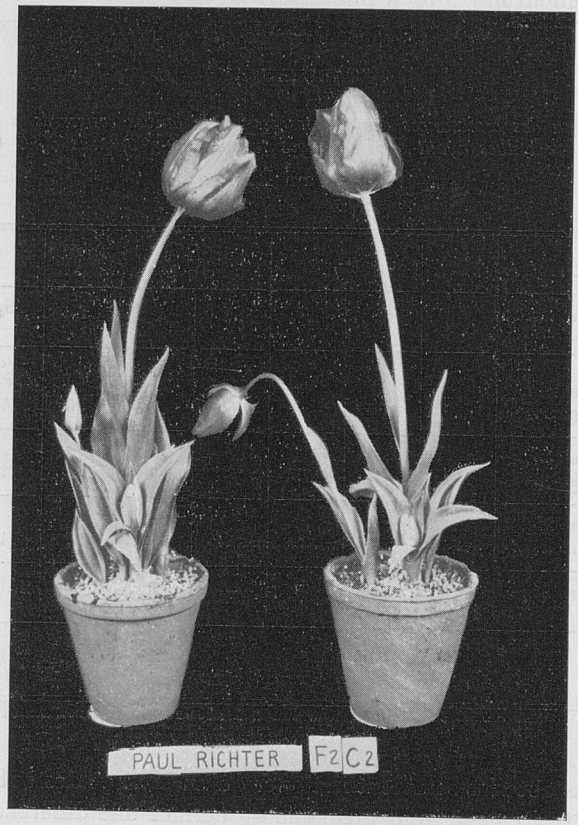


FIG. 23. — *Différenciation et croissance d'organes aériens* (feuilles et fleurs) *à partir de bourgeons axillaires de bulbes conservés pendant 10 semaines à 30°C, après un passage de 10 semaines à 2°-3°C* (lot F_2C_2). *Variété* Paul Richter

V. — RÉSULTATS OBTENUS AVEC LES VARIÉTÉS OLAF ET PAX

1. *Action des basses et moyennes températures après passage des bulbes à 18°-20°C* (lots SM, SF et S)

L'observation de la différenciation du bourgeon floral a permis de constater que celle-ci se réalisait un peu moins tôt chez les variétés *Olaf* et *Pax*, que chez *Paul Richter*. Ce point est important, car le schéma expérimental était le même pour les 3 variétés.

A la première plantation, les bulbes S_1 de *Pax* et *Olaf* présentaient une fleur encore incomplètement différenciée, seules les premières ébauches d'étamines commençaient à être visibles, tandis que la différenciation était terminée chez *Paul Richter*.

Le tableau 5 et les figures 24, 25, 26, 27, 28 et 29 résument les principaux résultats obtenus avec les séries S, SM et SF.

Comme pour la variété *Paul Richter*, un passage des bulbes au froid :

— accélère l'enracinement ;

— accélère l'élongation et augmente la taille finale des plantes ;

— réduit la période de croissance ;

— réduit l'élongation si le traitement froid est trop long.

Cependant ces résultats sont beaucoup moins nets que pour la variété *Paul Richter*, et l'on obtient ici beaucoup de plantes aux fleurs avortées et de bulbes bouleurs pour des traitements qui n'en donnaient pas chez *Paul Richter* (comparer tabl. 1 et tabl. 5).

Ce boulage confirme d'ailleurs le rôle du froid dans l'induction de la bulbification, celle-ci ne se manifestant pas dans les bulbes constamment maintenus à 18-20°C.

Comme chez *Paul Richter*, les traitements S prolongés entraînent le dessèchement du bourgeon floral (à partir de la P_4 pour *Olaf* et de la P_5 pour *Pax*). Toutefois, ces bulbes s'enracinent normalement et les bourgeons axillaires émettent aussi des feuilles.

Les lots S_1 lors de leur mise à basse température (5 août) présentaient des organes incomplètement différenciés. Dans un premier temps ces bulbes se comportent comme s'ils avaient subi du froid précoce (cf. série F de *Paul Richter*), et ne peuvent manifester une élongation correcte (P_2 : fig. 24 et 26). Par la suite la différenciation se poursuivant, même au froid, leur comportement devient normal (P_4, fig. 25 et 27).

De la comparaison des résultats du tableau 1 avec ceux du tableau 5, et même des figures 3, 4 et 5 d'une part, avec les figures 24, 25, 26 et 27 d'autre part, il apparaît que pour un même traitement les variétés *Olaf* et *Pax* s'enracinent moins vite, et par suite commencent à s'allonger moins tôt que la variété *Paul Richter*.

Les bulbes présentant la croissance la plus normale sont ceux qui ont reçu peu ou pas de froid (lots S et SM_1), ou qui peuvent s'enraciner rapidement : lots S_1M_3, S_1F_3 pour les 2 variétés, et même S_2M_2 et S_2F_2 pour *Olaf* (fig. 25 et 27).

Ceci s'explique, comme on l'a déjà vu pour *Paul Richter*, par le fait que tant qu'un bulbe n'est pas enraciné, l'élongation ne se fait pas, alors que la bulbification peut s'expliciter. Un enracinement lent et une forte induction favorisent l'action inhibitrice de la bulbification sur l'élongation ultérieure.

Les figures 28 et 29 montrent bien qu'une prolongation d'un traitement froid, appliqué même après différenciation florale, réduit l'élongation. La variété *Olaf* a un comportement proche de celui de *Paul Richter*, et son élongation est réduite après 35 semaines (S_2F_7) de traitement. Chez *Pax*, cette réduction s'observe dès 25 semaines de traitement (S_2F_5), et après 35 semaines (S_2F_7) le boulage est total. Ce dernier résultat et l'étude du tableau 5 permettent de constater qu'en règle générale, les bulbes de *Pax* s'enracinent moins vite et dans une proportion moindre que ceux de la variété *Olaf*. Corrélativement, à traitement égal, la variété *Pax* présente un nombre plus élevé de plantes anormales, et en particulier de bulbes bouleurs, un retard dans le départ de l'élongation permettant à la bulbification d'exercer d'autant mieux son action inhibitrice.

TABLEAU 5

Influence de conservations de courte et moyenne durées à 10°C ou 2°-3°C appliquées après différentes durées de conservation préalable à 18°-20°C
Variétés Olaf *et* Pax

Plantations		P_1	P_2			P_3					P_4							P_5
Traitements (1)		S_1	S_2	S_1M_1	S_1F_1	S_3	S_2M_1	S_2F_1	S_1M_2	S_1F_2	S_4	S_3M_1	S_3F_1	S_2M_2	S_2F_2	S_1M_3	S_1F_3	S_5
Olaf	(2)*a*	24	24	24	17	24	24	20	17	10	24	24	24	24	24	24	24	24
	b	119	105	77	91	98	84	84	70	42	70	42	42	7	14	7	14	70
	c	231	231	161	140	182	154	126	126	56	140	119	112	98	84	77	77	
	d	28	24	25	15	23	21	18	17	6	13	25	31	28	37	35	40	(*)
	e				10 Av 7 B			10 Av 4 B	7 Av 7 B	10 Av 14 B	Fleurs sèches			1 Av	1 Av	1 Av	7 Av	
Pax	*a*	24	24	17	7	24	24	4	11	6	24	24	22	18	17	23	24	24
	b	140	126	112	77	91	84	63	63	14	63	49	49	21	28	3	3	63
	c	210	182	147	119	175	133	98	105	70	147	126	105	98	77	77	70	
	d	34	37	28	10	32	37	4	17	5	31	36	32	27	28	41	45	*id. Olaf*
	e			1 Av 7 B	1 Av 17 B			2 Av 20 B	1 Av 13 B	4 Av 18 B			2 B	6 B	7 B	1 B	1 Av	

(1) Température de conservation : S = 18°-20°C, M = 10°C, F = 2°-3°C.
Période unitaire de traitement : 5 semaines.
Exemples : S_1F_2 = 1 période (5 semaines) à 18°-20° puis 2 périodes (10 semaines) à 2°-3°C.
S_2M_1 = 2 périodes (10 semaines) à 18°-20° puis une période (5 semaines) à 10°C.

(2) *a* = Nombre de bulbes enracinés (sur 24 observés).
b = Nombre de jours nécessaires pour l'enracinement de 75 % des bulbes (18 sur 24) ou du dernier bulbe enraciné lorsque cette proportion n'est pas atteinte.
c = Durée de croissance aérienne en jours.
d = Taille moyenne finale en cm.
e = Observations : Nombre de fleurs avortées (Av) et de bulbes bouleurs (B).
(*) Bourgeon floral sec. Axillaires → Feuilles

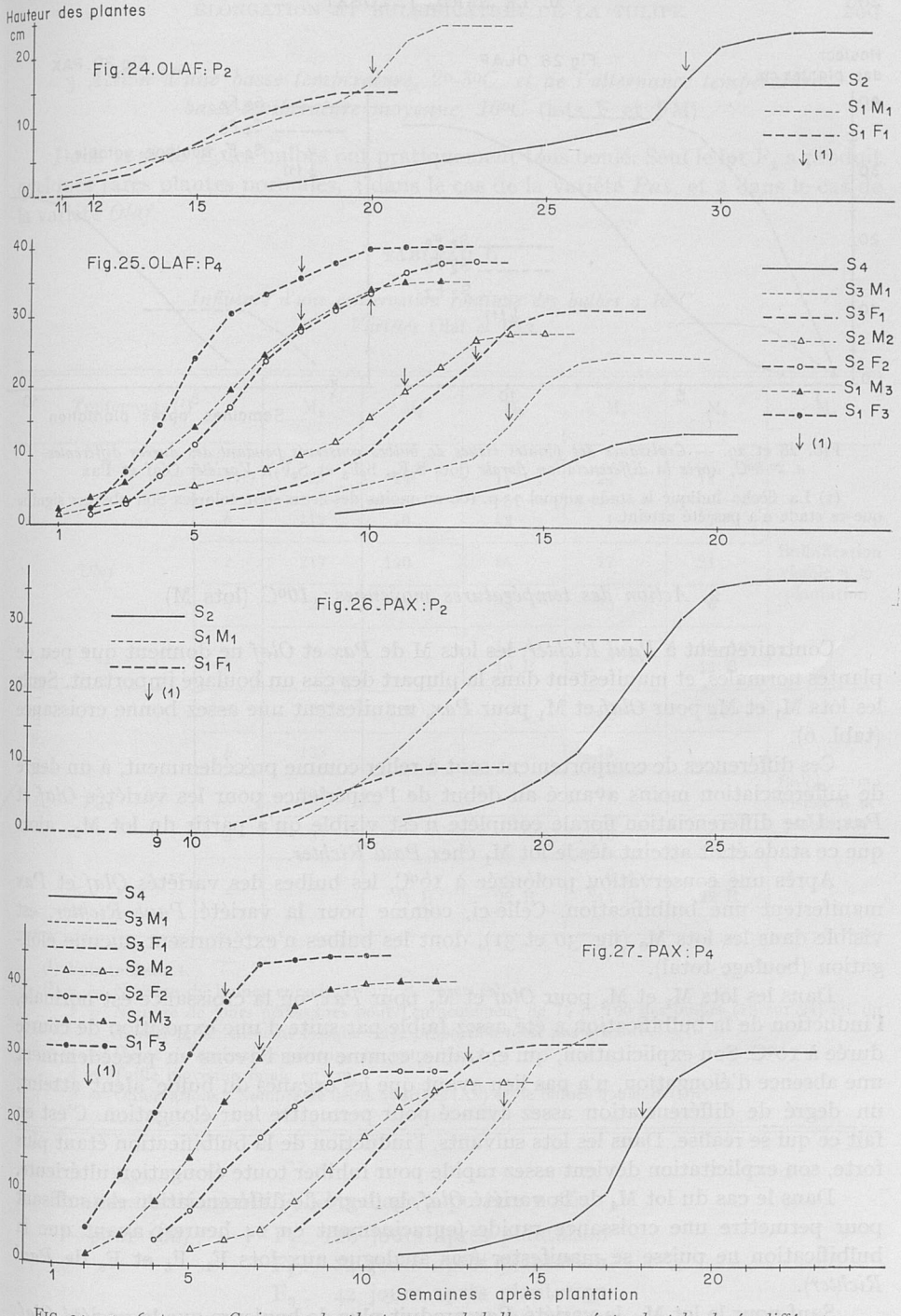


FIG. 24, 25, 26 et 27. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés pendant des durées différentes à 10°C et 2°-3°C, après un passage minimum de 5 semaines à 18°-20°C* (lots S, SM et SF). *Variétés* Olaf et Pax

(1) La flèche indique le stade auquel 75 p. 100 au moins des fleurs sont colorées. Son absence signifie que ce stade n'a pas été atteint.

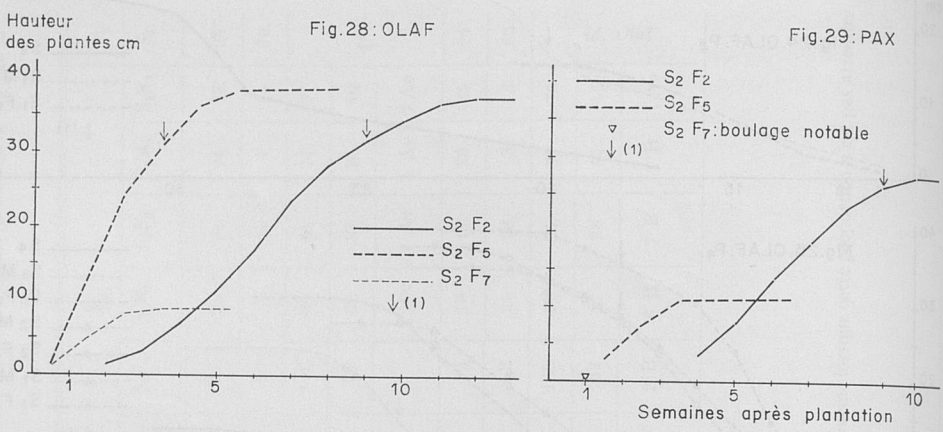


FIG. 28 et 29. — *Croissance des plantes issues de bulbes conservés pendant des durées différentes à 2°-3°C, après la différenciation florale* (lots S_2F_2, S_2F_5 et S_2F_7). *Variétés* Olaf et Pax

(1) La flèche indique le stade auquel 75 p. 100 au moins des fleurs sont colorées Son absence signifie que ce stade n'a pas été atteint.

2. *Action des températures moyennes: 10°C* (lots M)

Contrairement à *Paul Richter*, les lots M de *Pax* et *Olaf* ne donnent que peu de plantes normales, et manifestent dans la plupart des cas un boulage important. Seuls les lots M_1 et M_2 pour *Olaf* et M_1 pour *Pax*, manifestent une assez bonne croissance (tabl. 6).

Ces différences de comportement sont à relier comme précédemment, à un degré de différenciation moins avancé au début de l'expérience pour les variétés *Olaf* et *Pax*. Une différenciation florale complète n'est visible qu'à partir du lot M_2, alors que ce stade était atteint dès le lot M_1 chez *Paul Richter*.

Après une conservation prolongée à 10°C, les bulbes des variétés *Olaf* et *Pax* manifestent une bulbification. Celle-ci, comme pour la variété *Paul Richter*, est visible dans les lots M_6 (fig. 30 et 31), dont les bulbes n'extériorisent aucune élongation (boulage total).

Dans les lots M_1 et M_2 pour *Olaf* et M_1 pour *Pax*, où la croissance est normale, l'induction de la bulbification a été assez faible par suite d'une exposition de courte durée à 10°C. Son explicitation, qui entraîne, comme nous l'avons vu précédemment une absence d'élongation, n'a pas lieu avant que les organes du bulbe aient atteint, un degré de différenciation assez avancé pour permettre leur élongation. C'est en fait ce qui se réalise. Dans les lots suivants, l'induction de la bulbification étant plus forte, son explicitation devient assez rapide pour inhiber toute élongation ultérieure.

Dans le cas du lot M_4 de la variété *Olaf*, le degré de différenciation est suffisant pour permettre une croissance rapide (enracinement en 24 heures) avant que la bulbification ne puisse se manifester (cas analogue aux lots F_4, F_5 et F_6 de *Paul Richter*).

Sauf pour le lot M_1, la variété *Pax* produit plus de bouleurs que la variété *Olaf*, traduisant, comme nous l'avons déjà signalé, une plus grande rapidité et une meilleure capacité d'enracinement chez *Olaf* (tabl. 6).

3. *Action d'une basse température, 2°-3°C, et de l'alternance température basse-température moyenne, 10°C* (lots F et FM)

Dans la série F, les bulbes ont pratiquement tous boulé. Seul le lot F_1 a produit quelques rares plantes normales, 3 dans le cas de la variété *Pax*, et 2 dans le cas de la variété *Olaf*.

TABLEAU 6

Influence d'une conservation continue des bulbes à 10°C
Variétés Olaf *et* Pax

Traitements (1)		M_1	M_2	M_3	M_4	M_5	M_6
Olaf	*a* (2)	24	24	14	24	12	Bulbification visible à la plantation
	b	112	70	42	1	7	
	c	217	140	84	77	21	
	d	25	33	8	35	6	
	e			13 Av 10 B	3 Av	12 Av 12 B	
Pax	*a*	24	3	2	10	2	Bulbification visible à la plantation
	b	133			14		
	c	203			70		
	d	37			10		
	e		3 Av 21 B	2 Av 22 B	6 Av 14 B	2 Av 22 B	

(1) Voir tableau 1.
(2) *a* = Nombre de bulbes enracinés (sur 24 observés).
b = Nombre de jours nécessaires pour l'enracinement de 75 p. 100 des bulbes (18 sur 24) ou du dernier bulbe enraciné lorsque cette proportion n'est pas atteinte.
c = Durée de croissance aérienne en jours.
d = Taille moyenne finale en cm.
e = Observations : Nombre de fleurs avortées (Av) et de bulbes bouleurs (B).

Pour les traitements F, le boulage a pu être noté :

— pour *Olaf*: F_1 : 126 jours après plantation
F_2 : 84 jours après plantation
F_3 : 42 jours après plantation
F_4 : 21 jours après plantation
F_5 : 14 jours après plantation
F_6 : 7 jours après plantation

— pour *Pax :* F_1 : 112 jours après plantation
F_2 : 70 jours après plantation
F_3 : 35 jours après plantation
F_4 : 21 jours après plantation
F_5 : 14 jours après plantation
F_6 : 7 jours après plantation

Pour les deux variétés, la bulbification est visible à 2°-3°C après 40 semaines de conservation (F_8).

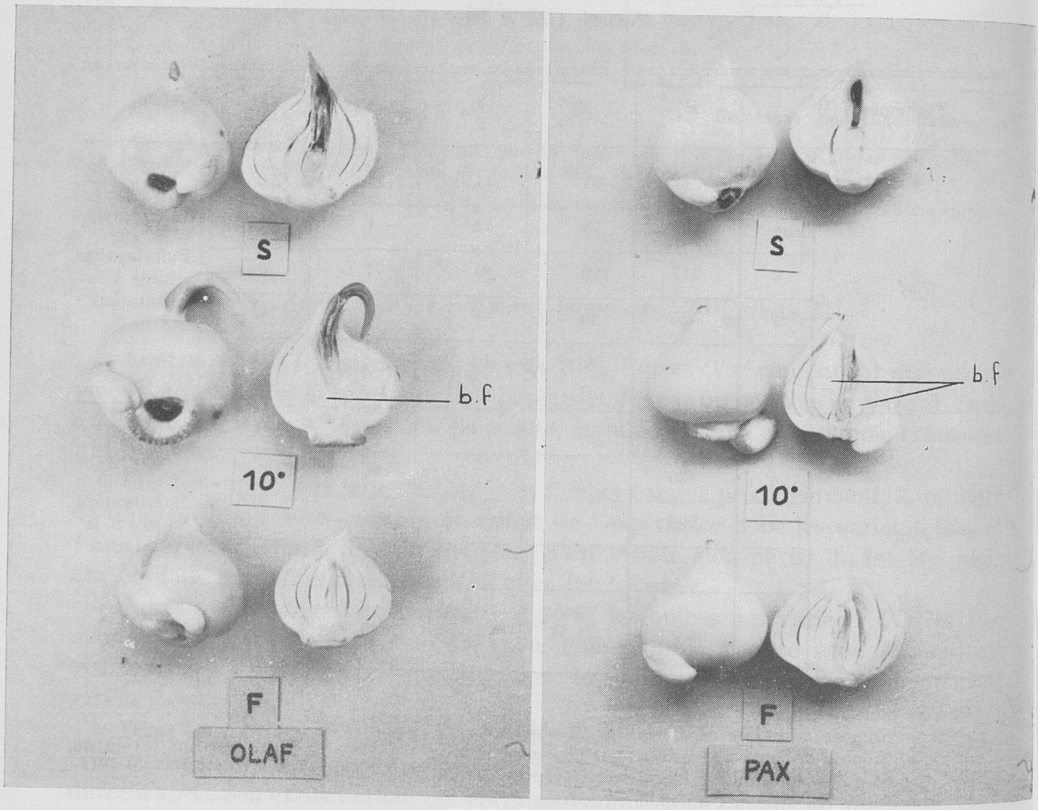


FIG. 30 et 31. — *Différences dans la manifestation de la bulbification à l'intérieur de bulbes conservés pendant 30 semaines à 18°-20°C* (S), *10°C ou 2°-3°C* (F). *Variétés* Olaf *et* Pax
b. f = bulbe-fils.

Ces résultats montrent que la bulbification est d'autant plus rapide que le traitement à 2°-3°C est prolongé. Comme précédemment (série M), l'absence pratiquement totale de plantes normales s'explique par l'absence d'organes bien différenciés au moment où l'induction de la bulbification sous l'action du froid devient de plus en plus forte. La différenciation complète de la fleur n'est visible qu'à partir du lot F_4.

Comme pour *Paul Richter*, la bulbification est visible plus tôt dans les lots F_2M_2 et F_3M_1 que dans F_4, indiquant, comme nous l'avons déjà montré au chapitre précé-

dent, que l'explicitation de la bulbification se fait plus rapidement à 10°C qu'à 2°-3°C pour une même induction au départ.

Ce fait, s'ajoutant à une différenciation incomplète des organes au début du traitement à 10°C, a entraîné une mauvaise croissance des lots FM qui ont pratiquement tous boulé. Le moins mauvais des lots est F_1M_3 de la variété *Olaf*, dont les bulbes n'ont reçu qu'une induction de courte durée à 2°-3°C, et qui lors de leur plantation possèdent des organes bien différenciés par suite d'un passage prolongé à 10°C. Six bulbes sur 24 ont réussi ici à s'enraciner.

Les divers résultats obtenus avec *Olaf* et *Pax* confirment ceux observés sur *Paul Richter*, quant au rôle des basses températures sur les processus de croissance, mais font apparaître en outre, pour un milieu donné, l'importance des différences variétales concernant :

— la précocité de différenciation des organes ;

— la vitesse d'enracinement et donc la rapidité d'explicitation de l'élongation.

A ceci s'ajoutent des différences dans les dates de dessèchement de la fleur dans les bulbes conservés à 18°-20°C. Ce phénomène est notable dès le lot S_4 pour *Olaf*, alors qu'il n'est observé qu'à partir du lot S_5 pour *Pax* et *Paul Richter*.

VI. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le présent travail a permis de mettre en évidence le rôle des basses températures dans l'induction de la bulbification chez la Tulipe, de confirmer leur influence dans la stimulation de l'élongation et aussi de montrer les conséquences de la manifestation de la bulbification sur l'élongation.

Comme Courduroux (1966 *a*, *b*) pour la tubérisation de la Ficaire, et Lagarde (1966) pour celle du Crosne du Japon, nous avons été amenés à distinguer deux processus dans la bulbification de la Tulipe : d'une part l'induction (acquisition de l'aptitude à bulbifier), et d'autre part l'explicitation (extériorisation du phénomène). Pour se réaliser, l'induction de la bulbification nécessite des températures basses. Elle est plus forte à 2°-3°C qu'à 10°C, et d'autant plus marquée que le traitement au froid est prolongé. Elle semble nulle à 20°C, car des bulbes constamment maintenus dans cette condition ne manifestent aucune bulbification, et leurs bourgeons axillaires, au lieu de produire des bulbes-fils, émettent des organes aériens.

Par contre, une conservation prolongée (40 semaines) à 2°-3°C permet à la bulbification de se manifester dans ce milieu, de même qu'elle est visible à 10°C après 30 semaines de conservation. Dans cette dernière condition, l'induction de la bulbification est moins forte qu'à 2°-3°C, mais son explicitation se fait plut tôt, la température de 2°-3°C étant moins favorable à la croissance des bulbes-fils qu'une température de 10°C, celle-ci étant elle-même moins favorable que 16°C. L'explicitation de la bulbification se fait de plus en plus rapidement à mesure que la température s'élève, du moins dans l'intervalle 2°-16°C, pourvu que l'induction soit suffisante au départ.

Si des bulbes induits à bulbifier, sont placés à des températures élevées (30°C), des phénomènes de suppression de l'induction de la bulbification se produisent. Après un tel traitement, si les bulbes sont placés dans un milieu favorable à l'expli-

citation de la bulbification, ils ne bulbifient pas plus rapidement que ceux qui n'ont jamais subi de froid (comparaison des lots FC avec les lots S). Ceci a été constaté pour des bulbes ayant été conservés pendant 10 semaines à 2°-3°C. Des observations plus récentes indiquent même qu'un tel phénomène peut aussi être observé pour des bulbes ayant reçu des doses de froid analogues, et placés ensuite au sec à 20°C.

Nous retrouvons ici un phénomène analogue à celui observé par MANN et MINGES (1958) chez l'Ail. Pour cette espèce, les basses températures sont aussi nécessaires pour l'induction de la bulbification, et cette induction peut être également effacée par un passage des bulbes à température élevée.

L'étude des relations entre la bulbification et l'élongation amène à distinguer deux cas, suivant que les bulbes possèdent, ou non, des organes (bourgeon floral, racines) bien différenciés, c'est-à-dire aptes à s'allonger rapidement.

1° Si l'on applique des basses températures à des bulbes présentant des organes bien différenciés, l'élongation ultérieure de ceux-ci est stimulée, et ce d'autant plus que le traitement est prolongé, à condition que la conservation n'excède pas 20 semaines à 10°C, ou une trentaine de semaines à 2°-3°C.

Tous les processus de croissance sont alors favorisés, après plantation dans un milieu favorable (14°-16°C) : l'enracinement et l'élongation sont plus rapides, les tailles des plantes à la floraison et à la fin de la croissance sont supérieures. En outre la période de croissance est de plus en plus réduite, au fur et à mesure que le traitement à basse température est prolongé, dans les limites fixées plus haut. A durée de traitement égale, 2°-3°C a des effets plus marqués que 10°C.

Si la conservation au froid est trop longue, la bulbification devient le phénomène capital, car son déclenchement très rapide après plantation par suite d'une très forte induction (lots M_5 et S_2F_7), où sa présence effective lors de la plantation (lots M_6 et F_8), peuvent limiter ou supprimer toute élongation ultérieure des organes. Une limitation de l'élongation se traduit par l'avortement des fleurs et la production de plantes chétives. Dans le cas d'une suppression totale de l'élongation, nous sommes en présence de bulbes bouleurs. Un passage à 2°-3°C ou 10°C, de bulbes dont les organes sont bien différenciés, a, dans un premier temps, une action bénéfique (stimulation) sur la croissance, alors que par la suite cette action est néfaste (absence de fleurs colorées, plantes chétives, boulage).

2° Si l'on applique du froid (2°-3°C et même parfois 10°C) à des bulbes dont les organes ne sont pas aptes à s'allonger immédiatement, du fait d'une différenciation insuffisante, le phénomène le plus important est la bulbification. Celle-ci, contrairement à l'élongation, se réalise dans les bourgeons axillaires qui répondent à une induction, bien que leur différenciation ne soit pas très avancée. Des comptages d'écailles de bulbes-fils ont permis de contrôler ce fait (lot F_4 : 2 écailles). En outre, il est connu que les bourgeons axillaires sont formés avant le bourgeon floral (MULDER et LUYTEN, 1928-1930).

Dès que les bulbes ont subi une induction suffisante, la bulbification peut avoir lieu quand ils sont placés à 14°-16°C. Plus l'induction est forte et plus l'explicitation est rapide (cf. lots F). Par contre, l'élongation ne peut se réaliser tant que les organes de la future plante (feuilles, fleur, racines) ne sont pas différenciés. Par ailleurs, l'action stimulatrice due au froid ne se manifeste que lorsque la croissance peut com-

mencer. Si la différenciation des organes, et surtout l'émission des racines sont trop lentes, la bulbification a le temps de s'expliciter et peut de ce fait limiter, ou inhiber toute élongation ultérieure. Une limitation d'élongation peut être ainsi la conséquence de traitements au froid de courtes durées (5 à 15 semaines), appliqués à des bulbes dont les organes ne sont pas bien différenciés.

Il est apparu que des différences variétales assez nettes existent en ce qui concerne la rapidité de la différenciation florale et la vitesse d'enracinement, à conditions égales de traitement. L'émission des racines est indispensable pour une bonne croissance, mais nous ne possédons aucune donnée sur le degré de différenciation minimum que les racines doivent atteindre avant de s'allonger rapidement à la suite d'un passage des bulbes au froid. Le contrôle de la différenciation florale est facile et la présence d'une fleur complète est un point de repère pratique dans la préparation des bulbes au forçage. Cependant, pour certaines variétés (*Olaf*, *Pax*) qui s'enracinent assez lentement, cette seule observation ne suffit pas pour affirmer que l'élongation ultérieure sera bonne, surtout si les bulbes subissent ensuite, ou viennent de subir du froid intense (2°-3°C). Il n'est peut-être pas impossible par ailleurs, que les variétés possèdent des exigences de milieu plus ou moins strictes, pour pouvoir s'enraciner (allongement hors du bulbe des ébauches de racines).

En résumé, il apparaît qu'un passage à basse température des bulbes de Tulipe, provoque simultanément une induction de la bulbification et une stimulation de l'élongation. Un passage des bulbes à 30°C, après un traitement non prolongé au froid, peut effacer simultanément ces deux phénomènes, qui apparemment semblent donc inséparables. Par contre, leurs explicitations peuvent être dissociées : l'exposition au froid de bulbes aux organes incomplètement différenciés, ou une conservation de longue durée des bulbes au sec, à basse température, favorise l'explicitation de la bulbification, et celle-ci après plantation exerce une action inhibitrice sur l'élongation.

L'action inhibitrice de la bulbification sur l'élongation entraîne l'absence de floraison en provoquant l'avortement des fleurs, et parfois l'absence totale d'organes aériens (boulage). De tels phénomènes, et en particulier le boulage, ne peuvent être observés dans la nature, où, compte tenu de la séquence des températures, le développement et la croissance de la Tulipe se déroulent comme suit : les températures élevées de l'été permettent la différenciation totale des organes, les températures fraîches puis froides de l'automne et de l'hiver favorisent l'enracinement, l'induction de la bulbification et de la stimulation de l'élongation, qui grâce aux températures croissantes du printemps pourront bien s'expliciter.

Expérimentalement, le boulage est obtenu par une application précoce du froid et par un traitement de très longue durée à basse température appliqué à des bulbes maintenus au sec, conditions qui naturellement ne se rencontrent pas dans les zones de culture de la Tulipe.

Les résultats exposés ici indiquent l'importance du traitement thermique subi par le bulbe de Tulipe. Ce traitement, en agissant sur tous les processus de croissance, prédétermine, pour un milieu donné, le résultat de la mise en culture du bulbe. Ceci montre l'intérêt d'une meilleure connaissance de l'action des diverses températures au cours du cycle de la Tulipe. Il serait particulièrement intéressant d'aborder par de nouvelles recherches, les problèmes suivants :

— le froid induit-il toujours la bulbification quel que soit le moment du traitement au cours du cycle de la Tulipe ?

— les températures élevées suppriment-elles toujours l'induction due au froid ?

— l'induction de la bulbification et la stimulation de l'élongation sont-elles les conséquences d'un même processus physiologique, ou de deux processus différents, à cause unique (action du froid) ?

— l'action inhibitrice de la bulbification est-elle le résultat d'une évolution physiologique du bulbe (comparable au vieillissement physiologique du tubercule de Pomme de terre), ou n'est-elle que la conséquence d'une compétition trophique entre la bulbification et l'élongation, puisque le déclenchement net de la bulbification semble nécessaire pour une inhibition de l'élongation ?

— quel est le mode d'action des hautes et basses températures sur la capacité des bourgeons du bulbe à différencier des organes : feuilles, fleurs, écailles ?

Ces recherches doivent nous permettre de voir si la relation qui existe entre la bulbification et la réduction de l'élongation peut être insérée dans un cadre plus général, et présente des analogies avec les relations mises en évidence entre la tubérisation et la croissance chez la Pomme de terre (MADEC, 1956, 1958, 1966 ; MADEC et PERENNEC, 1955, 1962 ; PERENNEC et MADEC, 1960), la Ficaire (COURDUROUX, 1966 *a*, *b*) et le Topinambour (COURDUROUX, 1967).

Reçu pour publication en avril 1968.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier bien vivement MM. P. MADEC et P. PERENNEC, dont les conseils et les critiques nous ont été d'une aide précieuse pour la réalisation du travail et la rédaction de ce mémoire.

SUMMARY

INFLUENCE OF STORAGE TEMPERATURE OF BULBS ON THE ELONGATION, FLOWERING AND BULBING OF TULIP « TULIPA GESNERIANA » L.

After drying, bulbs of the following varieties : *Paul Richter* (Darwin), *Olaf* and *Pax* (Triumph) were stored at constant temperatures of 18°-20°C (S), 10°C (M) and 2°-3°C (F), or at different temperatures for varying periods : 18°-20°C followed by 10°C (SM) or 2°-3°C (SF) ; 2°-3°C followed by 10°C (FM) and for the *Paul Richter* variety only, 2°-3°C followed by 30°C (FC). The unit period of treatment was 5 weeks. The various samples of bulbs were planted in greenhouse at 14°-16°C.

The results showed the part played by low temperatures in the induction of bulbing and confirmed their importance for the stimulation of elongation.

Low temperatures are necessary if bulbing is to be induced. The induction of bulbing is stronger at 2°-3°C than at 10°C (fig. 6 and 19) and increases with longer storage at low temperature (cf. F. samples). No induction seems to occur at 18°-20°C.

When the aptitude to form new bulbs (induction) is acquired by cooling, exteriorisation of the process « explicitation » is more rapid when the subsequent temperature is higher, at least from 2° to 16°C (fig. 18). Bulbing occurs earlier therefore at 10°C than at 2° 3°C for bulbs kept constantly at these temperatures.

After treatment at 30°C on bulbs previously kept for 5 or 10 weeks at 2°-3°C, the induction due to cold treatment is deleted. Not only bulbing induction, but also stimulation of elongation is deleted (fig. 20, 21° 22).

A study of the relationship between bulbing and elongation made it possible to consider two cases according to the degree of differentiation of the bulb organs :

1. Organs are well differentiated before the beginning of the cold treatment : with storage not exeeding 20 weeks at 10°C or 30 weeks at 2°-3°C, elongation after planting is stimulated. The growth rate of the plants increases. With an equal duration of treatment, 2°-3°C has a more marked effect than 10°C (tables 1, 5 and fig. 3, 4, 5 and 25 and 27). If the low-temperature treatment is extendeded early commencement of bulbing entails a limit on elongation which leads to abortion of the flower (fig. 7 and 28, sample S_2F_7, fig. 29, S_1F_7 sample and fig. 8 M_3 sample).

In the extreme case, formation of new bulbs may commence during low-temperature storage (figs. 9, 30 and 31, 10C sample) in which case elongation after planting is nil.

Bulb storage at low temperature is thus beneficial at first (stimulation) but subsequently has a harmful effect (inhibition) on elongation. Too long cold treatment of bulbs results in the absence of normal coloured flowers.

2. Organs are insufficiently differentiated at the beginning of the cold treatment or at the time of planting. Because of this they are unable to make immediate response to stimulation of the elongation process. Bulbing, on the other hand, can take place. Its commencement inhibits wholly or in part any subsequent elongation. The inhibiting effect of bulbing may be observed after relatively short cold storage (cf. F. samples) and even more if the differentiation of the organs is slow (Olaf and Pax varieties).

Thus over-early cold storage of bulb, like over-long cold storage, can reduce or prevent elongation (absence of flowers in either case).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEYER J. J., 1942. The of terminology of the flower development in bulbous plants (holl.). *Med. Landbou whogesch. Wageningen*, **46**, **5**, 1-17.

COURDUROUX J. Cl., 1966 *a*. Tubérisation et biologie de la Ficaire (*Ficaria ranunculoides* MOENCH). *Physiol. vég.*, **4** (4), 341-364.

COURDUROUX J. Cl., 1966 *b*. Exigences thermopériodiques comparées de la Ficaire et du Crosne du Japon. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **12**, 211-212.

COURDUROUX J. Cl., 1967. Étude du mécanisme physiologique de la tubérisation chez le topinambour (*Helianthus tuberosus* L.). *Ann. Sci. nat., Bot. Biol. vég.*, 12e *série*, **8**, 215-356.

HARTSEMA A. M., 1961. Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants. *Handb. der Pflanzenphysiol.* **16**, 123-167. Ed. W. Ruhland, Springer-Verlag, Berlin.

LAGARDE J., 1966. Thermopériodisme et développement (croissance, tubérisation « boulage ») chez le Crosne du Japon. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **12**, 193-210.

MADEC P., 1956. La nature et les causes du boulage chez la Pomme de terre. *Ann. Amélior. Plantes*, **6**, 151-169.

MADEC P., 1958. Le rôle du tubercule-mère dans l'évolution des germes de Pomme de terre. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 5-29.

MADEC P., 1966. Croissance et tubérisation chez la Pomme de terre. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **12**, 159-173.

MADEC P., PERENNEC P., 1955. Les possibilités d'évolution des germes de la Pomme de terre et leurs conséquences. *Ann. Amélior. Plantes*, **5**, 555-574.

MADEC P., PERENNEC P., 1962. Les relations entre l'induction de la tubérisation et la croissance chez la plante de Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). *Ann. Physiol. vég.*, **4** (1), 5-84.

MANN L. K., MINGES P. A., 1958. Growth and bulbing of garlic (*Allium sativum* L.) in response to storage temperature of planting stocks, day length, and planting date. *Hilgardia*, **27** (15), 385-419.

MULDER R., LUYTEN I., 1928-1930. Développement périodique de la Tulipe *Darwin* (holl.). *Verh. kon. ned. Akad. Wet., Natuurk. Sect. II*, **26**, 3, 1-64.

NITSCH J. P., 1965. Physiology of flower and fruit development. *Handb. Pflanzenphysiol.*, **15**, 1, 1537-1647. Ed. W. Ruhland, Springer-Verlag, Berlin.

PERENNEC P., MADEC P., 1960. Influence du tubercule sur la croissance et le développement du germe de Pomme de terre. *Ann. Physiol. vég.*, **1**, 29-67.

PURVIS O. N., 1938. Recent Dutch research on the growth and flowering of bulbs. II. The temperature requirements of tulips and daffodils. *Sci. Hortic.*, **6**, 160-177.

REES A. R., 1966. The physiology of ornamental bulbous plants. *Bot. Rev.*, **32**, 1, 1-23.

SCHAUENBERG P., 1964. *Les plantes bulbeuses*, p. 16, Éd. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.

VEGIS A., 1965. Die Bedeutung von physikalischen und chemischen Aussenfaktoren bei der Induktion und Beendigung von Ruhezuständen bei Organen und Geweben höherer Pflanzen. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, **15**, **2**, 534-668. Ed. Ruhland, Springer-Verlag, Berlin.

WENT F. W., 1948. Thermoperiodicity, in MURNEEK A. E., and WHITE R. O., *Vernalization and Photoperiodism*, 145-157, Chronica Botanica Co. Waltham, Massachusets, U. S. A.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques. etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviation ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant sous une forme concise tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion :* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article : g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... : h) *Références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet* placé en tête de l'article. Les figures graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de : et *al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodical,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera, en plus, le nom de l'auteur du chapitre cité, les noms des rédacteurs principaux, précédés de la mention « in ».

La mention de « communication personnelle » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit.

Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée, et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffre arabe visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : Les auteurs sont avertis que seule la première épreuve leur sera envoyée pour correction.

Envoi du manuscrit : M. Mayer, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, (France). On demande deux exemplaires.

Le Directeur de la publication : M. L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 9-68.

Dépôt légal : 3e trimestre 1968. N° d'impression : 2537.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
Station
d'Arboriculture
Fruitière
d'Angers
I. N. R. A.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

27 JANV. 1969

VOLUME 18 1968 NUMÉRO 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique, à l'exception des sommaires et résumés.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (3), 223-235.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA VIGUEUR HYBRIDE CHEZ LE BLÉ TENDRE ESSAIS DE RENDEMENTS EN SEMIS D'AUTOMNE RÉALISÉS EN 1965-66 ET 1966-67

C. GOUJON, J. PAQUET

avec la collaboration technique de C. DEPATUREAUX, M. PICHON et L. VIDAL

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif central, 63 - Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Une série d'essais de rendements implantés en 1965-66 et 1966-67 a permis de comparer en conditions de culture normale des lots de blés F_1, obtenus par croisements manuels, et des lots de blés F_2, à leurs parents respectifs. L'effet de vigueur hybride obtenu est important au niveau des rendements et n'affecte guère les caractéristiques de régularité du rendement ; la valeur technologique des hybrides est intermédiaire entre celles de leurs parents.

INTRODUCTION

A la suite des travaux de KIHARA (1951), les chercheurs américains et suisses ont, entre 1961 et 1964 créé par rétrocroisements des lignées de blé possédant le cytoplasme de *Triticum timopheevi* ZHUKOV ($2n = 28$) et le génome de *Triticum vulgare* VILL ($2n = 42$). Une caractéristique intéressante de ces lignées est leur stérilité mâle, à déterminisme cytoplasmique, qui peut être supprimée par des gènes de restauration de fertilité. La mise en évidence de ces gènes a permis d'envisager l'utilisation agronomique de l'effet d'hétérosis chez le Blé, en créant des variétés hybrides F_1 directement commercialisables.

En France, les premiers travaux concernant les blés-hybrides ont débuté à l'I. N. R. A. en 1964. Ils ont pour objectifs essentiels :

— l'appréciation du niveau de vigueur hybride en conditions normales de culture,

— la recherche de restaurateurs de fertilité efficaces et à déterminisme génétique simple,

— l'étude des conditions de production des semences hybrides,

— la mise au point de techniques de sélection (étude de gamétocides, création de lignées mâle-stériles et restauratrices, tolérantes à la présence du cytoplasme de *Triticum timopheevi*, adaptées au milieu français).

Cette note concerne une série d'essais destinés à étudier la vigueur hybride chez le blé tendre dans des conditions de culture aussi proches que possible de la pratique. Les essais réalisés en 1966 et 1967 par l'Institut national de la Recherche agronomique en collaboration avec l'Association professionnelle pour l'Amélioration des Plantes (A. P. A. P.) avaient pour objet l'étude d'une série d'hybrides F_1 et de leurs descendances F_2 comparés à leurs parents respectifs (rendement et ses composantes, résistances aux maladies, à la verse, qualité).

I. — MATÉRIEL

Les géniteurs (tabl. 1) ont été choisis :

— d'origines génétiques aussi diverses que possible,
— productifs (au moins dans leur pays d'origine),
— de bonne résistance à la verse (l'hybride étant destiné à une culture intensive).

TABLEAU I

Parents utilisés dans les croisements

Origine des variétés		Variétés
France	Variétés commercialisées	*Champlein, Étoile de Choisy, Moisson, Petit Quinquin, Rallye*
Pays-Bas	Lignées	*V 81-12* et *FD 2053*
États-Unis	Variétés commercialisées	*Ibis, Perdrix*
	Variété commercialisée	*Gaines* } type demi-nain
	Lignée tirée de :	*U.S. 43* } type demi-nain
Russie	Variété commercialisée	*Bezostaïa 1*
Yougoslavie	Lignée de *Novi Sad*	*Novi Sad 60*

Il était nécessaire, d'autre part, de tenir compte de la précocité : les différences à la floraison entre parents ne devant pas excéder quelques jours pour permettre ultérieurement, si les résultats étaient favorables, la production commerciale des hybrides.

Onze F_1 (tabl. 3 et 4) ont été comparées à leurs parents en 1966 ; sept d'entre elles ont été étudiées à nouveau en 1967, ainsi que les lots F_2 correspondants.

II. — MÉTHODES ET TECHNIQUES

A. — *Obtention des semences*

Les laboratoires du blé des Stations d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand, Dijon et Versailles, ainsi que les Établissements de sélection membres de l'A. P. A. P. ont réalisés des croisements manuels dans le but d'obtenir 3 000 grains hybrides pour chaque combinaison envisagée. Les semences de parents utilisés ont été obtenues dans les mêmes conditions (date et lieu de semis, préparation de l'épi, mise sous sachet, etc.,) que les semences hybrides ; celles des F_2 ont été récoltées de façon habituelle, sans traitement spécial.

B. — *Réalisation des essais*

En 1966, les essais portant sur les onze lots F_1 et leurs parents ont été implantés dans le centre-sud de la France à la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand, dans le Nord à Cappelle (A. P. A. P.) et dans l'Ouest à la Station d'Amélioration des Plantes de Rennes. Quelques combinaisons n'ont pu figurer dans tous les essais par manque de semences ; ceux-ci, du type *split-plot* à quatre répétitions, comprenaient des parcelles constituées de trois sous-parcelles chacune de 1 mètre carré utile (hybride et ses deux parents). Les effets de bordure étaient minimisés par des lignes d'encadrement.

En 1967, les essais portaient uniquement sur six lots F_1 et leurs parents (tabl. 5 et 6) ; ils étaient mis en place à Cappelle (zone nord), Clermont-Ferrand (Centre-Sud) et Versailles (Bassin parisien), selon le dispositif adopté l'année précédente ; les six lots F_2 correspondants étaient semés à Clermont-Ferrand et Cappelle, en comparaison avec leurs parents, dans des essais blocs à quatre répétitions (parcelles de 4,60 m²).

III. — RÉSULTATS

Les essais dont le coefficient de variation est supérieur à 10 ne sont pas mentionnés dans les tableaux : en particulier les trois essais semés à Cappelle en 1965 et 1966 n'ont pas été retenus par suite d'attaques de *Phorbia coarctata* (mouches grises). De même, il n'a pas été tenu compte des résultats lorsque le lot F_1 présentait plus de 5 p. 100 de plantes différentes.

Le tableau 2 précise les caractéristiques des essais statistiquement valables.

TABLEAU 2

Conditions d'implantation des essais de blés F_1 et F_2 retenus

Essais F_1	Dates de semis	Plantes/m²	Fumure azotée (1)
Clermont-Ferrand 66	16-11-65	193	150
Clermont-Ferrand 67	9-11-66	174	130
Rennes 66	5-11-65	181	120
Versailles 67	14-11-66	203	110
Essais F_2			
Clermont-Ferrand 67	9-11-66	181	130

(1) Unités d'azote/ha.

TABLEAU 3

Facteurs de régularité des rendements (moyenne des essais)

Croisements parents	Épiaisons (1)	Taille en % du parent haut	Tallage herbacé (%)	Sensibilité au froid (2)	Sensibilité aux maladies (3)			Sensibilité à la verse
					RN	RJ	Oïd	
Moisson × *Gaines*	+ 0,3	107,7	59,4	2	PS	PS	S	5,5
Moisson	0	100	44,06	3,5	PS	PS	S	1,5
Gaines	+ 7,6	83,1	100	1,5	TS	TS	TS	1
Moisson × *Perdrix*	+ 2,5	102,4	89,6	3	S	PS	S	1,5
Moisson	0	88,5	81,6	4	PS	PS	S	2
Perdrix	+ 11	100	100	2	TS	PS	S	1
U.S. 43 × *81-12*	+ 0,30	107,2	84,8	2,5	S	PS	PS	4
U.S. 43	0	78,3	100	3	S	S	PS	2
81-12	+ 4	100	59,90	2,5	PS	R	S	1
Moisson × *Bezostaïa*	+ 1	107,9	109,4	2,5	PS	PS	S	5,5
Moisson	+ 3	101,4	100	3	PS	PS	S	1,5
Bezostaïa	0	100	80,8	1	PS	TS	TS	1
Champlein × *Bezostaïa*	+ 2	107,2	84,0	4	PS	S	S	1
Champlein	0	100	100	8	PS	S	S	1
Bezostaïa	+ 11	99,0	58,7	1,5	PS	S	S	1
Moisson × *Champlein*	+ 1,3	104,7	86,6	5,5	PS	PS	S	1,5
Moisson	0	97,8	74,0	3	PS	PS	PS	2
Champlein	+ 8,3	100	100	8	S	PS	S	1
Novi Sad × *É. Choisy*	+ 0,3	94,3	93,3	5,5	PS	PS	PS	1
Novi Sad	0	84,1	87,0	6,5	PS	PS	PS	1
É. Choisy	+ 1,6	100	100	4,5	PS	S	PS	1

(1) Écarts en jours par rapport au parent le plus précoce.
(2) Dégâts foliaires au stade 2 feuilles notés de 1 (absence de dégâts) à 9 (feuilles entièrement détruites).
(3) Maladies RN = Rouille noire
RJ = Rouille jaune TS = Très Sensible S = Sensible PS = Peu Sensible.
Oïd = Oïdium R = Résistant
(4) Verse notée de 1 (résistant dans les conditions des essais) à 9 (très sensible).

TABLEAU 3 (*suite*)

Facteurs de régularité des rendements (moyenne des essais)

Croisements parents	Épiaisons (1)	Taille en % du parent haut	Tallage herbacé (%)	Sensibilité au froid (2)	Sensibilité aux maladies (3)			Sensibilité à la verse (4)
					RN	RJ	Oïd	
2053 × *Ibis*	+ 6	105,9	70,3	4	PS	PS	S	1
2053	0	90,1	66,7	4	TS	PS	S	1,5
Ibis	+ 18	100	100	2	PS	PS	PS	1
2053 × *Gaines*	+ 1,6	107,6	75,0	3	PS	TS	S	1,5
2053	0	100	69,8	4,5	TS	TS	TS	2
Gaines	+ 8	86,6	100	2	PS	TS	S	1
Quinquin × *Gaines*	+ 2	103,4	68,0		TS	TS	PS	1,5
Quinquin	+ 4	100	64,6		S	PS	R	2,5
Gaines	0	86,3	100		TS	TS	PS	1
Rallye × *Gaines*	+ 1	104,6	81,2	4,5	TS	TS	TS	1
Rallye	+ 3	100	82,2	7,5	S	S	PS	1
Gaines	0	87,8	100	1,5	TS	TS	S	1

(1) Écarts en jours par rapport au parent le plus précoce.
(2) Dégâts foliaires au stade 2 feuilles notés de 1 (absence de dégâts) à 9 (feuilles entièrement détruites).
(3) Maladies RN = Rouille noire
RJ = Rouille jaune TS = Très sensible S = Sensible PS = Peu Sensible.
Oïd = Oïdium R = Résistant
(4) Verse notée de 1 (résistant dans les conditions des essais) à 9 (très sensible).

A. — *Essais d'hybrides F_1*

a) *Les facteurs de régularité des rendements* (tabl. 3).

1. *La précocité à l'épiaison des F_1* est intermédiaire mais se rapproche sensiblement de celle du parent le plus précoce.

2. *La taille* est supérieure à celle du parent le plus haut, sauf dans le cas du croisement (*Novi Sad* × *Étoile de Choisy*) où l'hybride a une taille intermédiaire. L'augmentation de hauteur observée généralement en F_1 est inférieure à 10 p. 100 par rapport au parent le plus haut ; ainsi l'hybride (*Moisson* × *Champlein*) atteint à peine la taille de la variété *Cappelle*.

3. *Sensibilité à la verse* : l'hybride s'est montré nettement plus sensible à la verse que le parent le plus sensible lorsque les deux conditions suivantes sont remplies (tabl. 3 et 5) :

— taille supérieure d'au moins 7 p. 100 à celle du parent le plus haut,
— rendement supérieur d'au moins 10 p. 100 à celui du meilleur parent.

4. *Le niveau du tallage herbacé des F_1* se situe entre les valeurs des deux parents sauf dans le cas de la F_1 (*Moisson* × *Bezostaïa*) où l'on observe un effet de vigueur hybride pour cette caractéristique.

5. *La réaction au froid des F_1* (dégâts foliaires au stade 2 feuilles) est strictement intermédiaire entre celles des parents.

6. *La réaction aux maladies*, Rouilles jaune, noire et Oïdium chez les F_1, est naturellement sous la dépendance des gènes spécifiques de résistance, dominants ou récessifs selon le cas.

b) *Les rendements et leurs composantes.*

Sept F_1 (tabl. 4) ont des *rendements moyens significativement supérieurs à ceux de leurs meilleurs parents*, et ceci pour un très *haut niveau de productivité* ; les trois autres F_1 (tabl. 4), par contre, ont des rendements intermédiaires entre ceux de leurs parents ; il faut noter que pour ces F_1, et uniquement pour celles-là, les dégâts dus aux parasites sont importants, au point de rendre non valable une analyse des facteurs de rendement.

Le tableau 5 résume l'analyse du rendement chez les sept F_1 pour lesquelles cette étude a été possible. Quelle que soit la composante considérée, l'hybride est d'un niveau au moins intermédiaire entre celui de ses parents.

L'importance de chaque composante dans l'expression du rendement de l'hybride F_1 n'est pas la même pour tous les croisements : pour le numéro 5, deux y participent d'une façon marquée (tallage-épi et fertilité) avec des valeurs significativement supérieures à celle du parent la possédant au niveau le plus élevé. Pour d'autres, c'est le tallage-épi qui est prépondérant (n° 1 et 2), le poids du grain (n° 3 et 6) ou la fertilité (n° 4) ; ces composantes sont significativement supérieures à celle du meilleur parent pour le caractère considéré. Enfin pour l'hybride numéro 7, toutes sont au plus du même niveau que celui du meilleur parent. La vigueur hybride globale est, dans ce cas, due à ce que les parents se comportent très différemment selon la composante du rendement envisagée.

TABLEAU 4

Rendements et composantes du rendement

Croisements parents	Rendement en q/ha				Moyenne des essais			
	R. 66 (1)	Vers. 67 (1)	C. F. 66 (1)	C. F. 67 (1)	Rendement moyen (2)	Tallage épis (2)	Fertilité (2)	Poids 1 000 gr. (3)
Champlein × *Bezostaïa*			*77,80*		119,9	88,6	110,4	114,5
Champlein			64,70		99,8	100,0	100,0	100,0
Bezostaïa			64,90		100,0	84,7	111,0	104,1
Moisson × *Gaines*	*60,60* (4)		73,00	*82,60*	116,5	129,0	107,0	85,25
Moisson	44,50		72,00	69,00	100,0	100,0	100,0	100,0
Gaines	25,70		55,58	66,90	79,8	116,0	96,0	69,61
Moisson × *Perdrix*	61,60		76,10		114,8	108,7	95,2	113,78
Moisson	41,80		72,80		95,5	92,1	91,7	112,0
Perdrix	58,50		61,30		100,0	100,0	100,0	100,0
U.S. 43 × *81-12*	38,70	*72,32*	*73,34*	*77,60*	112,7	98,9	100,2	110,37
U.S. 43	35,13	44,52	63,60	62,60	87,7	99,0	94,2	96,01
81-12	49,10	56,07	60,04	69,30	100,0	100,0	100,0	100,0
Moisson × *Bezostaïa*		*83,60*	76,60	73,50	111,3	104,3	104,1	100,84
Moisson		63,27	73,80	72,80	100,0	100,0	100,0	100,0
Bezostaïa		40,0	70,48	69,00	85,5	95,5	104,1	87,10
Moisson × *Champlein*	57,00	64,62	*81,94*	*74,80*	108,2	108,3	99,2	99,84
Moisson	53,15	65,10	72,50	67,40	100,0	100,0	100,0	100,0
Champlein	57,70	54,25	66,21	66,30	95,0	109,1	96,1	88,17
Novi Sad × *É. Choisy*		*70,62*	72,87	72,30	106,2	79,1	106,2	127,25
Novi Sad 60		60,62	66,54	68,00	96,0	76,2	100,0	126,0
É. de Choisy		56,50	72,80	73,80	100,0	100	100,0	100

(1) R. : Rennes, Vers. : Versailles, C. F. : Clermont-Ferrand.
(2) Exprimé (e) en « pour cent » du parent ayant le meilleur rendement moyen.
(3) Poids de 1 000 grains.
(4) Résultats en *italique* : hybride significativement supérieur au meilleur parent.

TABLEAU 4 (*suite*)

Rendements et composantes du rendement

Croisements Parents	Rendement en q/ha		Moyenne des essais			
	R. 66 (1)	C. F. 66 (1)	Rendement moyen (2)	Tallage-épis (2)	Fertilité (2)	Poids 1 000 gr. (3)(2)
2053 × *Gaines*	25,70	63,21	92,10	98,0	98,7	93,89
2053	26,50	70,00	100,0	100,0	100,0	100,0
Gaines	30,10	49,91	82,9	97,6	97,64	86,54
Quinquin × *Gaines*	44,8		89,0	93,0	112,2	82,0
Quinquin	49,8		100,0	100,0	100,0	100,0
Gaines	29,0		58,0	87,0	87,0	60,0
Rallye × *Gaines*.....	42,0	59,3	84,1	97,2	102,5	81,50
Rallye	60,20	60,3	100,0	100,0	100,0	100,0
Gaines	33,30	54,5	72,9	100,0	102,0	71,50

(1) R. : Rennes, C. F. : Clermont-Ferrand.
(2) Valeur exprimée en « pour cent » du parent ayant le meilleur rendement.
(3) Poids de 1 000 grains.

TABLEAU 5

Classement des facteurs du rendement des F_1 et de leurs parents

Croisement n°	*Mois.* × *Perdrix* (1)	*Mois.* × *Bezostaïa* (2)	*Chp.* × *Bezostaïa* (3)	*Novi Sad* × *É. Choisy* (4)
Tallage-épis	$h > P_1 > P_2$	$h > P_1 > P_2$	$P_1 > h > P_2$	$P_1 > h > P_2$
Fertilité	$P_1 > h > P_2$	$h = P_2 > P_1$	$P_2 \geqslant h > P_1$	$h > P_1 = P_2$
Poids du grain.....	$h \geqslant P_2 > P_1$	$h = P_1 > P_2$	$h > P_2 > P_1$	$h \geqslant P_2 > P_1$
Croisement n°	*Mois.* × *Gaines* (5)	*U.S.* × *81-12* (6)	*Mois* × *Chp.* (7)	
Tallage-épis	$h > P_2 > P_1$	$P_1 \geqslant P_2 \geqslant h$	$P_2 \geqslant h > P_1$	
Fertilité	$h > P_1 > P_2$	$h \geqslant P_1 > P_2$	$P_1 \geqslant h > P_2$	
Poids du grain.....	$P_1 > h > P_2$	$h > P_2 > P_1$	$P_1 \geqslant h > P_2$	

P_1 : Meilleur parent.
P_2 : Second parent.
h : Hybride.

c) *La qualité technologique* (tabl. 6).

La qualité technologique des F_1 et de leurs parents a été appréciée à l'Alvéographe CHOPIN (1) (essais de Rennes 1966, de Clermont 1966 et 1967), par l'indice PELSHENKE (essais de Clermont 1966 et 1967), par la teneur en azote (essais de Clermont 1967) (2).

Les indices de l'Alvéographe *W* et *G*, des F_1 sont en général intermédiaires entre ceux des deux parents, avec une seule exception : l'hybride *US 43 × 81-12* dont le W est nettement supérieur (+ 25 p. 100) à celui de chacun des deux parents.

TABLEAU 6

Étude technologique des hybrides F_1 et de leurs parents
Valeurs exprimées en p. 100 de celle du parent
ayant le meilleur rendement q/ha moyen
(tableaux 5 et 6)

	Alvéographe Chopin (1)		Indice Pelshenke	Teneur en azote (2)
	W	*G*		
Moisson × Gaines	101	105	84	91
Moisson	100	100	100	100
Gaines	98	104	54	88
U.S, 43 × 81-12	126	108	150	93
U.S. 43	104	111	197	104
81-12	100	100	100	100
Moisson × Bezostaïa	134	100	122	101
Moisson	100	100	100	100
Bezostaïa 1	223	95	204	103
Moisson × Champlein	87	99	65	98
Moisson	100	100	100	100
Champlein	87	103	41	106
Novi Sad × É. Choisy	138	94	87	101
Novi Sad 60	171	79	78	107
Étoile de Choisy	100	100	100	100

L'indice PELSHENKE des F_1 est aussi intermédiaire entre ceux des parents. Quant au taux d'azote du grain, bien que le nombre d'analyses soit relativement faible, il semble que « haute teneur » se comporte comme un caractère récessif. Il est possible aussi que le niveau élevé de productivité atteint par les hybrides ait comme conséquence une diminution du taux d'azote dans le grain.

B. — *Comparaison des rendements obtenus en 1re et 2e génération*

La difficulté d'obtenir, pour les semis de F_1, une quantité de semences permettant de mettre en place un essai de rendement sur des surfaces parcellaires supérieures à 1 m², constitue un écueil pour la mise en évidence des meilleures combinai-

(1) Analyses faites par le Laboratoire d'Étude et de Contrôle de la Qualité des Blés français.
(2) Analyses faites par la Station d'Agronomie de Clermont-Ferrand.

TABLEAU 6 (*suite*)

	Alvéographe Chopin (1)		Indice Pelshenke
	W	*G*	
Moisson × *Perdrix*	158	98	133
Moisson	216	109	338
Perdrix	100	100	100
Champlein × *Bezostaïa*	139	98	245
Champlein	100	100	100
Bezostaïa 1	202	92	467
2053 × *Ibis*	149	110	133
2053	100	100	100
Ibis	178	120	173
2053 × *Gaines*	115	98	143
2053	100	100	100
Gaines	245	119	407
Petit Quinquin × *Gaines*	110	100	
Petit Quinquin	100	100	
Gaines	110	91	
Rallye × *Gaines*	66	103	84
Rallye	100	100	100
Gaines	48	107	48

(1) Analyses faites par le Laboratoire d'Étude et de Contrôle de la Qualité des Blés français.
(2) Analyses faites par la Station d'Agronomie de Clermont-Ferrand.

TABLEAU 7

Comparaison des rendements des hybrides F_1 et de leurs F_2
(Clermont-Ferrand 1967) (mêmes conditions de semis)

	Rendement relatif (1)		Nombre d'épis au m² (1)	
	F_1	F_2	F_1	F_2
Moisson × *Gaines*	119,7	96,8	112	92
Moisson	100,0	100,0	100	100
Gaines	97,0	89,5	128	122
U.S. 43 × *81-12*	112,1	97,3	82	89
U.S. 43	90,3	100,0	76	100
81-12	100,0	95,2	100	109
Moisson × *Champlein*	110,9	99,2	104	101
Moisson	100,0	100,0	100	100
Champlein	98,4	97,7	104	104
Moisson × *Bezostaïa*	101,0	98,0	97	92
Moisson	100,0	100,0	100	100
Bezostaïa 1	94,8	94,1	85	96
Novi Sad × *É. de Choisy*	98,0	95,1	78	87
Novi Sad 60	92,1	90,1	72	75
Étoile de Choisy	100,0	100,0	100	100

(1) Valeur exprimée en « pour cent » de celle du parent ayant le meilleur rendement.

sons : il paraissait intéressant de voir si les rendements à la 2e génération, fournissant un volume de grains plus important, pouvaient renseigner sur la valeur de l'hybride F_1.

Les essais résumés dans le tableau 7 montrent qu'aucune indication sur le niveau du rendement à espérer de la F_1 n'a pu être dégagée d'essai faisant appel à la F_2.

IV. — DISCUSSION

La principale difficulté de réalisation d'un tel type d'essai est le nombre élevé de grains-hybrides F_0 pour F_1 à obtenir : les croisements ne pouvant être que manuels. Une étude concernant l'utilisation des gamétocides est en cours. La production des semences-hybrides a dû être répartie entre plusieurs stations (I. N. R. A. et A. P. A. P) avec comme conséquence :

— une diversité des lieux de production de semences,

— des techniques d'obtention des semences hybrides différentes suivant les opérateurs.

L'effet « origine des semences » est particulièrement marqué dans l'essai de Rennes en 1966 : les rendements de *Moisson* en tant que parent de l'hybride « *Moisson* × *Gaines* » et en tant que parent de « *Moisson* × *Champlein* » diffèrent de près de 9 q/ha. De ce fait, la comparaison des hybrides *entre eux* n'est pas possible, d'autant plus que, fréquemment, le nombre d'essais diffère selon les croisements (nombre de grains hybrides insuffisant ou dans quelques cas : semences hétérogènes).

Le nombre de grains obtenus pour chaque croisement, cependant déjà élevé, n'a pas permis de diversifier les conditions culturales. Or, les conditions optima de culture ne sont pas forcément les mêmes pour chacun des parents et elles sont inconnues pour l'hybride. Enfin il est possible que la surface parcellaire utilisée soit insuffisante pour éliminer totalement les effets de bordure.

Bien que, par suite de la difficulté d'obtention manuelle d'un nombre suffisamment élevé de grains hybrides, certaines questions restent encore à préciser, cette série d'essais permet d'apporter sur les points suivants une contribution à l'étude de la vigueur-hybride dans des conditions proches de celles d'une très bonne culture « classique » française :

a) L'effet de vigueur-hybride (par rapport au meilleur parent) en ce qui concerne le rendement, est supérieur à 10 p. 100 même lorsqu'un des parents se trouve être une variété parmi les plus productives actuellement (*Champlein*, *Moisson*) et ceci pour un niveau de production très élevé (70 q/ha).

b) Les facteurs de régularité du rendement des F_1 ne sont pas très affectés par l'effet d'hétérosis ; en particulier l'augmentation de taille des hybrides est peu importante : (*Moisson* × *Champlein*) n'atteint pas la taille de *Cappelle*, (*Novi Sad 60* × *Étoile de Choisy*) est plus court que *Étoile de Choisy*. Les hybrides étudiés restent cependant dans la gamme de taille des variétés françaises actuelles et, de ce fait, ne doivent pas permettre une élévation sensible du niveau d'intensification de la culture du blé sans risque important de verse (cinq hybrides, sur les sept ayant un rendement moyen supérieur à celui de leur meilleur parent, ont manifesté au moins une tendance

à la verse dans les conditions des essais : tableau 3). Ce palier ne pourra être franchi qu'avec la création d'hybrides nettement plus courts.

c) La qualité technologique des hybrides, définie par l'alvéogramme CHOPIN et l'indice PELSHENKE est intermédiaire entre les qualités parentales.

d) En ce qui concerne le choix des parents :

— l'utilisation des F_2 est aléatoire,

— l'analyse des composantes du rendement des hybrides en comparaison avec celles de leurs parents montre que l'effet de vigueur-hybride relativement aux rendements peut être dû à plusieurs combinaisons de variations des différents facteurs. Il est donc nécessaire de se référer à des essais de rendement en conditions de culture proche de la normale pour préjuger de la valeur d'un hybride.

Reçu pour publication en juin 1968.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE INVESTIGATION ON THE HYBRID VIGOUR OF SOFT WHEAT. YIELD TESTS ON AUTUMN SEEDINGS, PERFORMED IN 1965-66 AND 1966-67

Yield-test runs, under cultural conditions as near as possible to normal, were carried out in 1965-66 and 1966-67 to compare several soft wheat F_1 hybrids, together with their offspring F_2 and respective parents, the latter having been selected with as diversified a genetic origin as possible. Scrutinizing the results evinced the following :

i) At a high yield level, the effect of the hybrid vigour with respect to the best parent is greater by 10 per 100.

ii) the hybrid's increase in size is slight ;

iii) the technological quality of the hybrids is half-way between the parents' ;

iv) using the F_2's for selecting the parents is hazardous.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ATKINS I. M., KHERDE M. K., LAHR K. A., MERKLE O. G., PORTER K. B., ROONEY L. W., WILSON L., T., WRIGHT T. G., 1967. *Hybrid wheat research in Texas 1966.* 19 p. Texas A and M University, Texas Agricultural exper station.

BORLAUG N. E., 1967. Research progress in hybrid wheat. *Rep. wheat quality Conf,* Minneapolis, Minnesota, 27-1, p. 47.

BOROJEVIC S., 1966. Combining ability in wheat crosses. *Proc. 2nd internation. wheat genetics Symp. Lund* 1963, *Hereditas,* suppl. Vol. **2**.

BRIGGLE L. W., 1963. Heterosis in wheat, a review. *Crop Sci.*, **3**, p. 407-412.

BRIGGLE L. W., et *al.*, 1964. Expression of heterosis in two wheat crosses. *Crop Sci.*, **4**, 220-223.

BRIGGLE L. W., PETERSEN H. D., HAYES R. M., 1967. Performance of a winter wheat hybrid, F_2, F_3, and parent varieties at five population levels. *Crop Sci.*, **7**, 485-490.

FUSAKAWA H., 1958. Fertility restoration of cytoplasmic male sterile Emmer wheat. *Wheat inform. Serv.*, **7**, p. 21.

GOUJON C., INGOLD M., 1964. Restauration de fertilité de quelques lignées mâle-stériles de blés hexaploïdes. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **264**, sér. D., p. 334-336.

KHERDE M. K., ATKINS I. M., MERKLE O. G., PORTER K. B., 1967. Cross pollination studies with male-sterile wheats of three cytoplasms, seed size on F_1 plants, and seed and anther size of 45 pollinators. *Crop Sci.*, **7**, 389-394.

KIHARA H., 1961. Substitution of nucleus and its effects on genome manifestation. *Cytologia,* **16**, 177-193.

RAJKI E., RAJKI S., 1967. Research work on hybrid wheat at Martonvasar. *Acta agron. Hung.*, 240-246.

RODRIGUEZ R., QUINONES L. M. A., BORLAUG N. E., NARVAEZ I., 1967. Hybrid wheats : their development and food potential. *Res. Bull.*, nº **3**, CIMMYT, International maize and wheat improvement center, Mexico, 37 pages.

SALESSES G., 1965. La stérilité mâle chez le blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **15** (4), p. 413-419.

SANCHEZ-MONGE E., 1967. Approaches to hybrids wheat in Spain. *Conf. Eucarpia*, octobre 1967, Wageningen.

SHEBESKI L. H., 1966. Quality and yield studies in hybrid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Canad. J. Genet. Cytol.*, **8**, 375-386.

WILSON J. A., ROSS W. M., 1962. Male-sterile interaction of the *Triticum aestivum* nucleus and *Triticum timopheevi* cytoplasm. *Wheat Inform. Serv.*, **14**, p. 29-30.

WILSON J. A., 1968. Problems in hybrid wheat breeding. *Eucarpia-meeting of the sections cereals and physiology*, Wageningen, October 24-27, 1967, *Euphytica* (sous presse).

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (3), 237-260.

ÉTUDE DE QUELQUES PROBLÈMES POSÉS PAR UNE SÉLECTION POUR LE NANISME (TYPE DEMI-NAIN) CHEZ LE BLÉ TENDRE

J. PAQUET
avec la collaboration technique de M. PICHON

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif central, 63 - Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Du fait de la progression très rapide du niveau d'intensification des cultures, un décalage apparaît entre les possibilités techniques des agriculteurs et la résistance à la verse des variétés françaises actuelles. Un des facteurs prédominants dans la résistance à la verse est la taille (les autres facteurs ont d'autant moins à jouer que le bras de levier sur lequel s'exerce la poussée du vent est plus court).

Trois problèmes fondamentaux pour une sélection sur la taille ont été plus particulièrement étudiés dans cette note :

1. l'incidence d'une diminution de taille sur les autres caractères de la plante : aucune liaison avec des caractères physiologiques défavorables a pu être mise en évidence ;

2. l'étude biométrique du déterminisme de la taille :

— un premier groupe de facteurs est lié à la précocité à l'épiaison et intervient très tôt dans la croissance de la plante (action sur le nombre d'entre-nœuds développés et sur la croissance des tout premiers entre-nœuds) ;

— un second groupe, plus différencié, est composé de facteurs ou groupes de facteurs indépendants entre eux, chacun ayant une action limitée à la phase d'élongation d'un entre-nœud déterminé;

3. le choix des géniteurs et des descendances.

INTRODUCTION

La recherche de variétés plus courtes a été depuis longtemps une préoccupation des sélectionneurs : l'amélioration constante de la productivité des variétés et l'intensification de la culture du Blé augmentant la fréquence de la verse. Or, de tous les

facteurs variétaux qui influencent la verse, la taille est à la fois l'un des plus importants et le plus facile à sélectionner.

Cette évolution apparaît clairement lorsque l'on jette un coup d'œil rétrospectif sur une collection de variétés françaises dont la carrière agronomique a été marquante. De 1,50 m et plus à la fin du XIX^e siècle, le niveau de la taille, en bonnes conditions de culture, s'abaisse progressivement jusqu'à un peu moins de 1 m. Parallèlement, les rendements « de pointe » en France sont passés de 35 quintaux à l'hectare à plus de 70 quintaux.

TABLEAU I

Variétés demi-naines dont le rendement en 1963, 1964, 1965 ou 1966 a été au moins égal à celui du témoin Étoile de Choisy

Variétés	Origine	Rendement relatif à *Étoile de Choisy* (+ : variétés significativement supérieures au témoin)				Taille en % de celle d'*Étoile de Choisy*
		1963	1964	1965*	1966**	
Prieur	Témoin	103	120+			104
Étoile de Choisy	Témoin	*100*	*100*	*100*	*100*	*100*
Moisson	Témoin			114+	111+	90
Novi-Sad 32-2	Yougoslavie				104	83
Novi-Sad 138	Yougoslavie				99	82
(*Norin 10-Brevor* × *Centana*²)*B 61-122*	U. S. A.	112+	106	95		82
Gaines	U. S. A.	135+	118+	73	88	81
US(60)43	U. S. A.	98	102	98	97	79
Eureka × *Argentine* × *Kenya* × *Reward* × *Dundee*	Australie		96			75
Falchetto	Italie		100		73	75
Argelato	Italie		96	102	88	74
S 13	Italie			97	91	72
Marzotto	Italie				98	67
N 66	Israël			108+	96	62
E 4849	Indes		95			59
N 68	Israël			98	78	59
N 67	Israël			104	89	58
Nombre de variétés demi-naines expérimentées		14	24	45	26	

(*) Très forte attaque de Rouille noire. Attaque importante d'Oïdium.

(**) Froid : dégâts foliaires importants à partir du niveau *Cappelle*, quelques plantes tuées à destruction totale pour les niveaux de résistance inférieurs à celui de *Champlein*. Forte attaque d'Oïdium. Attaques importantes de Rouilles noire et jaune.

Une taille de plus en plus courte apparaît historiquement comme une caractéristique essentielle de variétés plus productives, destinées à des agriculteurs travaillant dans des conditions de culture de plus en plus intensives.

Actuellement, un certain décalage apparaît entre les possibilités techniques des

agriculteurs évolués (notamment en ce qui concerne le niveau de fumure azotée) et la résistance à la verse de la plupart des variétés françaises actuelles.

La généralisation des récoltes à la moissonneuse-batteuse plaide aussi en faveur d'une réduction de la taille. Il est à noter que le matériel de récolte utilisé actuellement peut fonctionner parfaitement avec des Blés de 50 cm de haut.

Enfin, les premiers travaux sur le problème des Blés-hybrides montrent toute l'importance que l'on doit attribuer à la taille dans le choix des parents. Une étude (densité de semis : 27 plantes au m^2) faite sur 32 F_1 obtenues de variétés d'origines très diverses (les parents étaient choisis de précocités voisines) a montré que, dans environ 25 p. 100 des cas, l'hybride est de taille significativement supérieure au parent le plus haut ; dans 50 p. 100 des croisements, les F_1 sont d'une taille voisine de celle du parent le plus grand. Les 25 p. 100 restant correspondent à des hybrides de taille comprise entre la moyenne parentale et le parent le plus haut. En conditions normales de culture (200 grains au m^2), sur 10 F_1 en essai (surface parcellaire récoltée : 1 m^2, 4 répétitions) 8 ont une taille significativement supérieure au parent le plus haut et un la taille du parent le plus grand. La dixième est de taille significativement intermédiaire. « Haute taille » est donc un caractère assez régulièrement dominant ou transgressif en F_1. Les conditions de culture intensive auxquelles sont destinés ces Blés-hybrides nécessitent qu'ils soient aussi très résistants à la verse. De ce fait, la taille est un des facteurs qui conditionnent leur avenir en culture.

En raison de l'importance du problème sur le plan agronomique, il est apparu nécessaire de développer les recherches concernant la sélection de variétés plus courtes que nos variétés actuelles (*Cappelle, Étoile de Choisy, Champlein, Moisson, ...*) dont la taille en culture « normale » est de l'ordre de 1 mètre à 1,15 m. Ce programme a débuté en 1959 mais n'a reçu son plein développement qu'à partir de 1962.

Deux problèmes fondamentaux pour une sélection sur la taille ont été particulièrement approfondis :

1. l'étude de l'incidence, dans les conditions de la culture, d'une nouvelle diminution de la taille sur les autres caractères de la plante ;
2. l'étude biométrique du déterminisme de la taille.

Le problème du choix des géniteurs et des descendances est plus particulièrement envisagé au cours de la discussion.

DÉFINITIONS

Le terme « nain » a été utilisé dès 1898 par l'Australien FARRER dans une étude de plantes naines à faciès « touffe d'herbe » (*grass clump* ou *grass tuft* des Anglo-Saxons) : ce caractère est très différent de celui qui fait l'objet de cette note. Ces types « nains » sont en effet plus ou moins létaux et stériles, avec un feuillage vert foncé et très érigé. De ce fait, à la suite de VOGEL et *al.* (1956), il a été admis d'appliquer le qualificatif « demi-nain » aux blés très courts mais de type cultural normal, sans que, par ailleurs, ce terme implique d'une façon précise une hiérarchie dans la taille par rapport aux blés dits « nains ». Dans la littérature il existe encore une certaine confusion entre les deux termes.

Les appellations utilisées dans cette note sont les suivantes :

Appellation	Taille	Variétés de référence (taille moy. en culture normale à Clermont-Ferrand)
« Demi-nain »	Inférieure ou égale à celle de *Gaines* (1)	*Gaines* (85-90 cm)
« Court »	Comprise entre celle de *Gaines* et celle de *Moisson*	*Moisson* (100 cm)
« Classique »	Comprise entre celle de *Moisson* et celle de *Vilmorin 27*	*Vilmorin 27* (120 cm)
« Haut »	Supérieure à celle de *Vilmorin 27*	

(1) Premier blé commercialisé sous l'appellation demi-nain.

MATÉRIEL

L'étude a porté sur 105 variétés (tabl. 2) de tailles, d'origines et de type de développement très divers, soit :

— les 10 variétés de la série de base d'une étude ébauchée il y a quelques années par le groupe « Climat et rendement » d'Eucarpia : *Austro Bankut, Cappelle, C G 47, Élia, Étoile de Choisy, Heines VII, Peko, Starke, Stella, Svenno.* Le choix de ces variétés avait été guidé par le souci d'avoir une représentation aussi complète que possible de la gamme des types de développement existant chez le Blé tendre.

— Vingt-cinq variétés françaises, comprenant d'une part les plus récentes, et d'autre part les plus marquantes de la période 1900-1965.

— Soixante-dix variétés ou lignées étrangères, « demi-naines », « courtes », ou « classiques » originaires respectivement d'Australie (7), Canada (2), Indes (2), Italie (18), Israël (9), Japon (13), Mexique (8), U. S. A. (4), Yougoslavie (7).

Les lignées utilisées étaient homogènes. Dans le cas de variétés hétérogènes, seul le type paraissant le plus intéressant (taille plus courte, meilleure résistance aux maladies, etc.) a été retenu.

En ce qui concerne le matériel « demi-nain », il faut signaler le rôle considérable joué par les variétés japonaises : la presque totalité des blés « demi-nains » existant à travers le monde leur sont apparentés.

MÉTHODES

Cette étude a été poursuivie de 1963 à 1966. Les semences ont été récoltées à Clermont-Ferrand, après un minimum de deux années d'étude de la fixité. Le semis est effectué à raison d'un poquet de 3 grains tous les 15 cm (2 lignes de 1,50 m par variété). Les grains sont, préalablement, collés sur des bandes de papier Kraft. Seule la plantule la plus robuste est conservée. Par la suite, il n'est pas tenu compte des plantes de bordure (18 plantes observées par variété et par semis). Trois semis à un mois d'intervalle (mi-novembre, mi-décembre, mi-janvier ou au plus tard début février) sont effectués. Onze variétés, ressemées chaque année servent de témoin.

TABLEAU 2

Résistances variétales aux maladies et au froid
(les variétés retenues pour l'étude biométrique sont en italiques)

Taille	Origine	Variétés	Résistances (notation de 9, résistant à 1, sensible)				
			Rouilles			Oïdium	Froid
			noire	brune	jaune		
Variétés « hautes »	Autriche	*Austro-Bankùt*	3	5	9	6	7
	France	*Alsace 22*	2	3	7	4	8
	—	*Aronde*	8	5	7	7	2
	—	*Mouton à épi rouge*	2	5	3	5	7
	—	*Vilmorin 23*	2	3	5	4	3
	—	*Yga*	5	6	7	4	4
	Hollande	*Peko*	2	3	9	6	3
	—	*Stella*	2	2	9	6	7
	—	*Svenno*	8	5	8	7	3
	Suède	*Starke*	2	3	6	5	7
Variétés « classiques »	Allemagne	*Heines VII*	2	1	9	5	6
	Australie	*Beacon*	5	4	2	5	3
	—	*Ghurka*	3	2	1	7	1
	—	*Huf's Imperial*	1	1	5	1	1
	—	*Pinnacle*	3	6	2	5	1
	—	*Stockade*	5	3	1	6	1
	France	*Cappelle*	4	5	6	5	5
	—	*Champlein*	3	4	7	5	4
	—	*Élite*	6	4	8	4	3
	—	*Étoile de Choisy*	5	3	4	5	6
	—	*Floress*	3	2	8	6	6
	—	*Heurtebise*	2	3	9	6	3
	—	*Magdalena*	5	2	6	6	6
	—	*Maître Pierre*	3	4	5	5	6
	—	*Milord*	3	4	6	5	4
	—	*Moisson*	5	3	9	5	7
	—	*(Nord × Tadépi)3-4-3*	4	6	6	7	3
	—	*Petit Quinquin*	3	4	7	5	4
	—	*Prestige*	7	4	3	5	3
	—	*Prieur*	8	3	9	5	7
	—	*Rallye*	5	6	8	7	4
	—	*Splendeur*	2	2	9	5	6
	—	*V 81-12*	6	3	9	4	7
	—	*Vilmorin 27*	3	4	5	5	4
	—	*Vilmorin 53*	3	4	6	5	6
	Italie	*Élia*	5	5	6	6	4
	—	*Funo*	2	2	8	4	4
	—	*IBo 911*	2	2	2	4	4
	Japon	Norin 69	2	3	2	5	3
	Mexique	*Mexique 2* (1)	8	5	9	8	3
	—	*Mexique 45* (1)	8	8	9	8	4
	—	*Mexique 58* (1)	8	8	9	7	4

TABLEAU 2 *(suite)*

Taille	Origine	Variétés	Résistances (notation de 9, résistant à 1, sensible)				
			Rouilles			Oïdium	Froid
			noire	brune	jaune		
Variétés « courtes »	Australie	*Insignia*	3	4	7	5	1
	Canada	Nebraska 53-3321	2	2	1	2	7
	—	*Nebraska 55-3743*	2	2	1	2	8
	États-Unis	*NBC²B 61-122*	6	3	6	6	2
	France	*Capitole*	6	3	5	6	6
	—	*Languedoc*	6	5	4	5	3
	Israël	DN 214	8	6	7	7	4
	Italie	*Fortunato (IBo)*	2	1	2	8	3
	—	*Funone*	1	1	2	6	5
	Japon	Norin 60	2	5	9	5	4
	—	Norin 67	2	4	9	4	4
	Mexique	*Mexique 7* (1)	8	8	9	8	3
	—	*Mexique 43* (1)	8	6	5	7	4
	Yougoslavie	Novi Sad 116	2	1	9	6	6
	—	Novi Sad 177	5	3	4	8	4
Variétés « demi-naines »	Australie	$E \times A \times K \times R \times D$.	8	8	5	7	3
	États-Unis	*Gaines*	2	3	2	3	8
	—	Selection 14	2		1	1	8
	—	*US(60)43* (1)	4	5	6	8	8
	France	Marne × Choisy	3	4	4	4	5
	Indes	*E 4845*	9	9	7	8	3
	—	*E 4849*	9	9	6	7	3
	Israël	DN 222	9	9	4	3	1
	—	DN 225	9	6	3	5	3
	—	N 46	8	8	5	8	3
	—	N 66	9	9	8	8	3
	—	N 67	8	8	7	7	3
	—	N 68	9	9	6	7	3
	—	N 69	9	8	1	7	3
	—	N 81	7	7	2	5	4
	Italie	Acciaio	3	5	3	5	4
	—	Argelato	3	6	2	8	3
	—	*Falchetto*	2	1	1	4	3
	—	*Fortunato* (vers.)	2	1	2	8	3
	—	*Glutinoso*	2	2	7	4	5
	—	IAB 50/4 Bm 1	2	5	3	4	5
	—	*IBo 1*	2	2	3	2	4
	—	*IBo 2*	2	2	3	2	3
	—	*IBo 991/396*	2	5	2	6	3
	—	*IBo 3237/433*	4	4	6	7	3
	—	*IBo 559/400*	2	2	9	4	4
	—	*IBo 1892*	1	1	2	8	3
	—	*Mara*	2	2	4	6	3
	—	Produttore	4	4	2	4	5
	Japon	Norin 4	2	4	9	3	3

TABLEAU 2 *(suite et fin)*

Taille	Origine	Variétés	Résistance (notation de 9, résistant à 1, sensible)				
			Rouilles			Oïdium	Froid
			noire	brune	jaune		
Variétés « demi-naines » (*suite*)	Japon	Norin 9	1	2	7	2	2
	—	Norin 10	1	5	1	4	8
	—	Norin 16	2	2	1	2	5
	—	Norin 30	2	4	8	5	3
	—	Norin 48	2	6	1	2	4
	—	*Norin 50*	1	2	9	5	3
	—	Norin 64	2		1	2	3
	—	Sirazayaïbarïgi	2		1	2	2
	—	Yükichabo	2	4	1	6	7
	Mexique	*Mexique 10* (1).....	7	6	5	3	4
	—	*Mexique 50* (1).....	9	8	9	8	3
	—	*Mexique 51* (1).....	9	9	9	6	3
	Yougoslavie	Bačka	2	3	7	8	3
	—	Dunav	3	3	7	6	3
	—	Novi-Sad 58	5	3	9	8	4
	—	Novi-Sad 60	3	3	9	5	4
	—	Novi-Sad 180	3	3	9	5	5

(1) Lignées sous n° de code reçues en 1960 :

Mexique 2 : (F*n* × K-N II-50-18)Nor 10 B-1
Mexique 7 : (F*n* × K-N II-50-18) Nor 10 B
Mexique 10 : (F*n* × K-N)Nor B 1
Mexique 43 : 2(F*n*-K 58 × N)(N 10-B 1)3908-F*n*) K*t* 54 B
Mexique 45 : 2(F*n*-K 58 × N)(N 10-B 1)3P 14) × K*t* 54 B
Mexique 50 : M*y* 54 × N 10-B 28 -1 *c*
Mexique 51 : M*y* 54 × N 10-B 28-1 *c*
Mexique 58 : (F*n* × K-N-*v*-50-18)(N 10-B 1)
US (60)43 : (*Chinese, Hope, Fultz, Purdue*)
II-7078-1 R-6 M-1 R
II-7078-1 R-1 *c*-3 *c*-2 R
II-7078 1 *c*-5 *h*
II-7740-3 *c*-2 *h*-2 R
II-7740-7 R-5 M-1 R
II-7069-5 *y*-1 *h*-1 R-3 M
II-7069-5 *y*-1 *h*-1 R-4 M
II-7078-*ly*-2 *h*-4 R-2 M
L 494 A 1

Sur chaque plante sont mesurés (moyenne des 2 tiges principales) ou observés :

le nombre de feuilles (marquage des 3e, 5e et 8e feuilles, comptage à l'épiaison) ;
la date du début de l'épiaison ;
la longueur de la tige (épi non compris) ;
les longueurs des différents entre-nœuds « développés » (taille supérieure à 2 mm) ;
la longueur de l'épi (non comprises les barbes ou arêtes) ;
le nombre d'articles du rachis.

Pour éviter une interaction date de semis-alternativité sur la taille, il n'a été tenu compte que des résultats où la mesure n'était pas biaisée par un manque d'alternativité de la variété. Un essai portant sur 5 dates de semis : 20 novembre, 24 décembre, 10 janvier, 5 février, 26 février a permis de montrer que, pour des semis effectués au plus tard dans la première quinzaine de janvier, il n'y avait pas d'interaction entre le niveau d'alternativité et les différents paramètres étudiés. Par contre, pour des semis plus tardifs (février) un manque d'alternativité se traduit par une plus grande tardivité à l'épiaison, une augmentation du nombre des feuilles, un raccourcissement de l'entre-nœud supérieur et un léger allongement des entre-nœuds de la base de la tige d'autant plus important qu'ils sont situés plus près du plateau de tallage.

Seules les variétés (70 au total) dont les résultats étaient valables dans au moins 2 semis (semis la même année à des dates différentes ou semis 2 années différentes) ont été retenues. Ont en particulier été éliminés les résultats biaisés par suite d'un semis trop tardif, d'un gel partiel, d'une mauvaise germination ou d'accidents de montée.

Pour ces 70 variétés (en italiques sur le tableau 2) et dans les conditions de l'essai, la longueur de la tige (épi non compris) s'échelonne entre 42 cm (*IBo I*) et 122 cm (*Austro Bankut*), le nombre de feuilles entre 7,5 (*CG 47*) et 12,9 (*Starke*), le nombre d'entre-nœuds développés entre 4,1 (*IBo 991/396*) et 5,6 (*Alsace 22, Austro Bankut, Stella*).

Un premier point nécessitait une vérification : la validité d'une étude de la taille sur des semis à très faible densité. La taille (épi compris) de 21 variétés de types de développement très divers a été mesurée d'une part en semis à faible densité et d'autre part dans un essai à densité normale (200 grains au mètre carré). Le coefficient de corrélation est très significatif : $r = + 0{,}96$. De même, la corrélation entre les précocités à l'épiaison est extrêmement bonne ($r = + 0{,}98$) à condition que la référence soit, non pas le temps (jours) mais la somme des températures moyennes journalières comptées depuis le semis.

L'appréciation des niveaux d'alternativité et de sensibilité aux maladies (Rouilles noire, brune et jaune, Oïdium) et au froid a été faite sur les 105 variétés dans des essais séparés.

INCIDENCE D'UNE DIMINUTION DE TAILLE SUR LES AUTRES CARACTÈRES DE LA PLANTE

Bien qu'un certain nombre de variétés courtes ou très courtes, soient actuellement cultivées à travers le monde (Japon, U. S. A., Mexique), il a paru prudent d'examiner si, dans les conditions françaises, une diminution de taille ne risquait pas d'être associée à des caractères défavorables.

On pouvait craindre en particulier qu'un nanisme prononcé de la tige soit plus ou moins lié à une réduction des autres organes de la plante : épi, grain ou racines. On pouvait se demander si une nouvelle diminution de la taille ne risquait pas d'entraîner des modifications profondes de la physiologie de la plante avec, comme conséquences, des sensibilités accrues aux maladies ou au froid, une mauvaise qualité technologique, ou encore une réduction du tallage-épis. Dans ce but, les 47 variétés « demi-naines » de la série ont été étudiées, en comparaison avec les variétés « classiques », du point de vue facteurs de productivité, facteurs de régularité des rendements, facteurs de qualité.

Facteurs de productivité

Ces variétés ont été systématiquement mises en essai. *A priori*, on pouvait penser que ces Blés, sélectionnés pour des contrées très différentes, ne donneraient que des rendements inférieurs aux rendements des variétés « classiques » françaises. Or, il s'est avéré qu'en l'absence d'attaques parasitaires importantes (Rouilles, Oïdium, Piétins) et de conditions climatiques extrêmes (froid), un certain nombre de ces Blés « demi-nains » donnent les mêmes rendements que les variétés françaises actuelles (tabl. 1). Ces rendements ont été obtenus dans des conditions de culture classiques pour la France qui ne sont pas forcément les conditions optimales pour ces types « demi-nains ».

De même, si l'on prend indépendamment les composantes du rendement, certaines variétés les possèdent à un degré élevé.

Le *tallage-épis* (nombre d'épis par mètre carré compté dans les essais de rendement) est dans de nombreux cas égal ou même supérieur à celui des variétés françaises actuelles les meilleures pour ce caractère. Parmi les variétés « demi-naines » présentant le meilleur tallage-épis, on peut citer *E. A. K. R. D.* (1) (Australie), *E 4849* (Indes), *Norin 9* et *Norin 50* (Japon), *Mexique 10* (2) (Mexique), *Gaines* (U. S. A.). Cette tendance des lignées les plus courtes à posséder un tallage-épis important a aussi été observée (fig. 1) dans la descendance d'un croisement entre la variété *Mexique 50* (2) (taille 65 cm en culture normale) et une lignée I. N. R. A. : *Versailles B 21* (taille 110 cm).

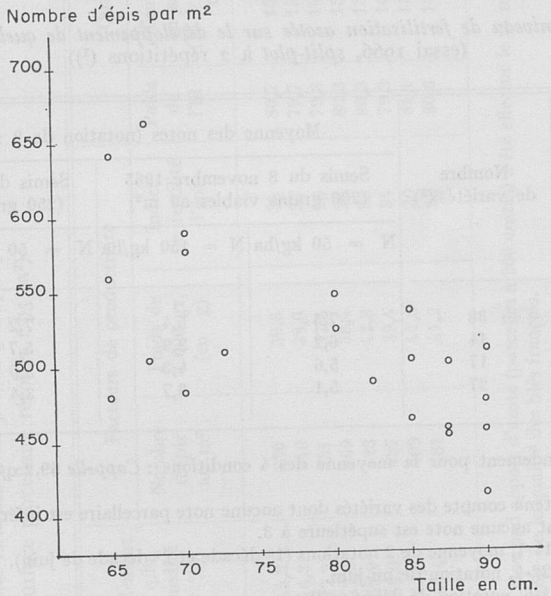


FIG. 1. — *Relation entre la taille et le tallage-épis*
(descendances F_6 du croisement *Mexique 50* × *B 21*)

La totalité des descendances en essai (date de semis : 14-11-1966, densité de semis : 225 grains au mètre carré, fertilisation azotée : 130 kg à l'hectare) figurent sur ce tableau. Ces lignées ont été sélectionnées de taille inférieure à 90 cm, dans les mêmes conditions et pour les mêmes caractères (froid, Rouilles, Oïdium, qualité boulangère).

En ce qui concerne la *fertilité de l'épi* : *Gaines*, *US (60) 43* (2) et *Falchetto*, en l'absence d'attaques précoces de maladies, ont un nombre de grains par épi supérieur à celui d'*Étoile de Choisy*.

Le *poids du grain* est, pour un grand nombre de variétés « demi-naines », relativement faible. Cependant, les variétés *Mexique 50* (2) et *Mexique 51* (2) font exception.

Facteurs de régularité des rendements

La série totale (105 variétés) a été soumise à des infections artificielles, en champ, de Rouille noire, *Puccinia graminis* PERS (race 21 prédominante, races 14 et 186)

(1) (*Eureka* × *Argentine* × *Kenya* × *Reward* × *Dundee*) *G* 0-1-2.
(2) Pour la généalogie de ces lignées sous n° de code, se reporter au renvoi 1 du tableau 2.

de Rouille jaune, *Puccinia glumarum* (SCHM.) ERIKSS. et HENN. (race 3/55 prédominante, race 2). Des résistances au moins égales à celles des variétés de taille « classique », ont été mises en évidence. De même pour le comportement à la Rouille brune (*Puccinia triticina*, ERIKSS.) et à l'Oïdium (*Erysiphe graminis* DC.) : voir tableau 2. Cependant, le niveau de fertilisation azotée plus élevé supporté par les blés « demi-nains » risque de déterminer une augmentation du niveau moyen d'infection comme le montre le tableau 3 (essai 1966 de variétés « classiques » proposées à l'inscription au Catalogue français des blés ou déjà inscrites).

TABLEAU 3

Action du niveau de fertilisation azotée sur le développement de quelques maladies (essai 1966, *split-plot* à 2 répétitions (1))

	Nombre de variétés (2)	Moyenne des notes (notation de 9 : indemne à 1)			
		Semis du 8 novembre 1965 (200 grains viables au m²)		Semis du 10 décembre 1965 (250 grains viables au m²)	
		N = 50 kg/ha	N = 150 kg/ha	N = 50 kg/ha	N = 150 kg/ha
Oïdium (3)	38	7,5	5,4	7,2	5,2
Rouille jaune (4)	14	6,2	3,9	5,7	4,9
Rouille brune (5)....	17	5,6	4,3	5,0	4,2
Rouille noire (6)	27	5,1	3,7	3,4	3,3

(1) Niveau du rendement pour la moyenne des 4 conditions : *Cappelle* 59,2 q/ha, *Moisson* 67,9 q/ha, *Champlein* 68,9 q/ha.

(2) Il n'a pas été tenu compte des variétés dont aucune note parcellaire est inférieure à 7 (variétés résistantes) ni de celles dont aucune note est supérieure à 3.

(3) Apparition le 14-4, moyenne de 2 notations (1e décade et 2e décade de juin).

(4) Apparition le 22-4, notation de mi-juin.

(5) Apparition le 1-6, notation de début juillet.

(6) Apparition le 14-6, notation de mi-juillet.

En ce qui concerne le Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* FRON.), aucune des variétés « demi-naines » d'hiver essayées ne possède le niveau de « tolérance » de *Cappelle*. Un programme de transfert de la « tolérance » au Piétin-verse sur Blés demi-nains d'hiver a été entrepris.

Le niveau de résistance au froid a été apprécié à la Station d'altitude de Chaux-des-Prés (I. N. R. A.), équipée pour permettre l'action en conditions naturelles de températures de l'ordre de — 20 à — 25°C. Quelques variétés « demi-naines » ont une résistance au froid supérieure aux variétés françaises les meilleures pour ce caractère (tabl. 2).

La verse radiculaire (la plante entière se couche par suite de la rupture des racines superficielles) est plus particulièrement conditionnée par l'importance du système radiculaire (grosseur, nombre et longueur des racines) dans les 10 premiers centimètres du sol. Les premiers résultats d'une étude en cours montrent que ce caractère n'est pas influencé par la taille. Il existe d'autre part une liaison assez

TABLEAU 4

Essai d'irrigation sur N 66, *variété demi-naine israélienne de printemps* (*split-plot* à 3 répétitions, semis : 10 mars 1966, surface parcellaire récoltée : 93 m²)

Traitements			Rendement en q/ha (humidité 13 %)	Facteurs de productivité			Qualité de la récolte (²)					
Irrigation	Nombre de plantes au m²	kg d'N à l'ha (¹)		Nombre d'épis au m²	Poids de 1 000 gr. (en g)	Indice de fertilité d'épi	Poids de l'hl	Teneur en azote (N × 5,6)	Alvéographe Chopin			
									W	P	*G*	P/L
Non irrigué (déficit atteignant 185 mm d'eau le 15 juin (³)	123	100 + 0	45,3	330	39,3	35	80,7	15,0	78	40	22,8	0,40
		100 + 100	46,3	340	39,0	35	79,7	15,5	83	42	22,8	0,40
	245	100 + 0	47,9	451	37,6	28	79,3	14,4	77	41	23,6	0,35
		100 + 100	47,6	469	38,4	26	80,3	15,1	79	48	22,3	0,50
Irrigué (55 mm à l'épiaison + 65 mm fin floraison)	123	100 + 0	59,9	423	42,8	33	80,3	13,8	59	33	22,9	0,30
		100 + 100	59,0	437	39,4	34	79,3	14,8	67	33	25,5	0,25
	245	100 + 0	63,8	499	42,6	30	81,1	13,9	59	34	22,7	0,30
		100 + 100	65,4	481	41,2	33	80,6	14,8	63	34	22,9	0,30

(¹) 100 kg/ha ont été épandus uniformément au semis. Le second apport d'azote (parcelles à 200 unités) a été effectué le 24 mai (début gonflement).
(²) Analyses faites par le Laboratoire d'étude et de contrôle de la qualité des blés français.
(³) Déficit évalué par la Station d'Agronomie de Clermont-Ferrand.

étroite entre le volume radiculaire superficiel et le nombre d'épis par plante (ce qui est logique puisque chaque talle supplémentaire émet une paire de racines : JONARD, 1968).

Facteurs de qualité technologique

La qualité a été appréciée par l'Alvéographe Chopin (*W* et *G*) et l'Indice Pelshenke.

La force boulangère est, pour un grand nombre de variétés, relativement faible. Cependant, les variétés *Mexique 50*, *Mexique 51* et *Norin 67* donnent un alvéogramme très développé et équilibré (*W* : 250 à 300, *G* : 25 à 30), avec un indice Pelshenke supérieur à 150. *Acciaio*, *E. A. K. R. D.*, *IBo 2766/400*, *Mexique 10*, *N 46*, *Norin 10*, (*Norin 10-Brevor* × *Centana*[2]) *B 61-122*, *Yukichabo* ont des caractéristiques voisines de celles de *Cappelle*. *IBo 2556/463*, *Norin 4*, *Novi-Sad 314* donnent des courbes longues mais à *W* relativement faible (normes convenant à la biscuiterie et à la gaufretterie).

On peut se demander cependant si une nouvelle intensification de la culture (rendue possible par l'utilisation de ces variétés « demi-naines ») ne risque pas d'entraîner une diminution de la qualité. Les résultats (tabl. 4) d'un essai d'irrigation effectué en 1966 avec la variété israélienne « demi-naine » de printemps *N 66* montrent que, dans les conditions de l'expérimentation (2 irrigations de 60 mm ont assuré un supplément de rendement de 15 q) :

— le poids de l'hectolitre n'est pas modifié ;

— la teneur en azote du grain est, dans les parcelles irriguées, inférieure d'environ 1 point. Ce point peut être récupéré par une fertilisation azotée tardive sous forme solide (ammonitrate) comme dans l'essai (tabl. 4) ou sous forme liquide (urée) : voir tableau 5.

— le gonflement *G* (alvéographe Chopin) n'est pas modifié, la pression *P* est, par contre, significativement inférieure dans les parcelles irriguées (d'où une diminution corrélative du *W*).

TABLEAU 5

Action d'une pulvérisation d'urée (900 litres à l'ha d'une solution à 5 p. 100 soit 45 unités d'azote) *effectuée au stade épiaison* (6 juin))

Essai 1967 : variété demi-naine de printemps *N 66*,
100 unités d'azote au semis, date de semis : 1er mars, nombre d'épis au m² : 790

	Rendement en q/ha	Teneur du grain en azote (1)
Témoin	72,1	12,8
Avec urée	70	13,8
Signification (P = 0,05) ..	NS	S

(1) Analyses effectuées par la Station d'Agronomie de Clermont-Ferrand.

Conclusion à la première partie

Cet inventaire, portant sur 4 ans, a permis de montrer qu'une sélection du Blé tendre orientée vers une nouvelle réduction de la taille ne présente pas de difficultés particulières. Aucune incidence physiologique défavorable, spéciale aux types « demi-nains », sur les facteurs de productivité, de régularité de rendements et de qualité, n'a pu être mise en évidence.

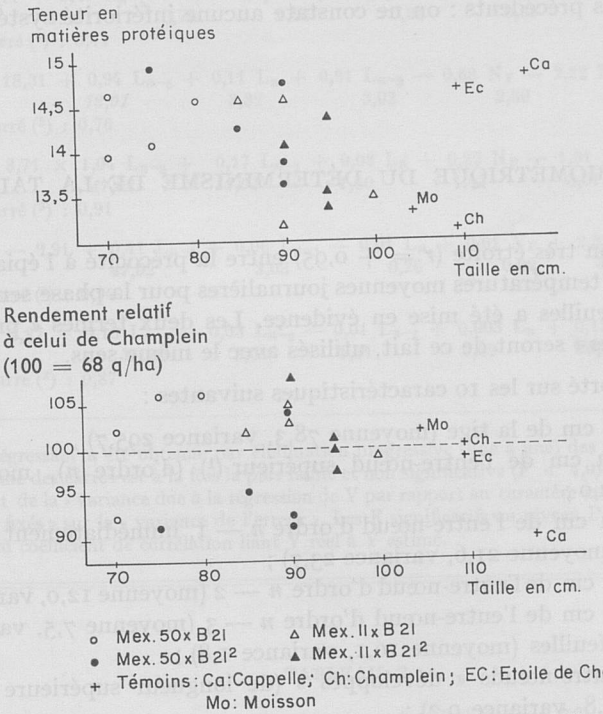


FIG. 2. — *Relations entre la taille d'une part, le rendement et la teneur en matières protéiques d'autre part, dans 2 croisements « demi-nain » × « classique » et les rétro-croisements correspondants avec le parent de taille « classique ».*

Chaque point correspond à la moyenne des résultats F_5 et F_6 (essais 1966 et 1967) de la totalité des descendances en essai d'une même famille F_3. Ainsi, les 4 points figuratifs des lignées de *Mexique 50* × *B 21* proviennent de 21 résultats 1966 et de 15 résultats 1967, *Mex. 50* × *B 21²* : 23 (1966) et 13 (1967), *Mex. 11* × *B 21* : 8 (1966) et 14 (1967), *Mex. 11* × *B 21²* : 6 (1966) et 11 (1967).

Des croisements d' « essai », entre une lignée I. N. R. A. de type de développement « hiver » (*Versailles B 21*) et deux lignées « demi-naines » de printemps d'origine mexicaine (*Mexique 50* et *Mexique 11*), ont été réalisés en 1961. Ces croisements ont été suivis en sélection généalogique avec, comme critères de tri :

— résistance au froid au moins égale à celle d'*Étoile de Choisy* ;

— précocité à l'épiaison comprise entre celles d'*Étoile de Choisy* et de *Champlein* ;

— taille inférieure d'au moins 15 cm à celle de *B 21* avec comme objectif la taille du parent « demi-nain » ;

— très bonne tolérance aux races de Rouilles noire et jaune, les plus fréquentes en France ;

— tolérance aussi élevée que possible à l'Oïdium et à la Rouille brune ;

— qualité technologique minimale du niveau *Cappelle* (alvéographe Chopin, Indice Pelshenke).

Quelques caractéristiques (rendement, taille, teneur en matières protéiques) de la totalité des familles en essai en 1966 et 1967 sont portées sur la figure 2 (conditions de culture « normales », absence de verse). Ces résultats viennent pleinement confirmer les précédents : on ne constate aucune infériorité systématique des lignées courtes.

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE DU DÉTERMINISME DE LA TAILLE

Une corrélation très étroite ($r = + 0{,}95$) entre la précocité à l'épiaison (exprimée en somme des températures moyennes journalières pour la phase semis-épiaison) et le nombre de feuilles a été mise en évidence. Les deux termes « précocité » et « nombre de feuilles » seront de ce fait, utilisés avec le même sens.

L'analyse a porté sur les 10 caractéristiques suivantes :

L_T : longueur en cm de la tige (moyenne 78,3, variance 295,7) ,
L_n : longueur en cm de l'entre-nœud supérieur (1) (d'ordre n), moyenne 32,6 variance 42,0 ;
L_{n-1} : longueur en cm de l'entre-nœud d'ordre n — 1, immédiatement inférieur au précédent (moyenne 21,6, variance 23,7) ;
L_{n-2} : longueur en cm de l'entre-nœud d'ordre n — 2 (moyenne 12,0, variance 11,1) ;
L_{n-3} : longueur en cm de l'entre-nœud d'ordre n — 3 (moyenne 7,5, variance 6,6) ;
N_F : nombre de feuilles (moyenne 10,1, variance 1,8) ;
N_{EN} : nombre d'entre-nœuds « développés » (de longueur supérieure à 2 mm), (moyenne 4,8, variance 0,2) ;
L_E : longueur en mm de l'épi (moyenne 90,8, variance 200,3) ;
N_A : nombre d'articles du rachis (moyenne 20,4, variance 6,7) ;
L_{MA} : longueur moyenne (en mm) d'un article du rachis (moyenne 4,5, variance 0,5).

1. La régression 1 (tabl. 6), « longueur de la tige en fonction des 9 autres variables », a été obtenue (Snedecor, 1956) par élimination progressive (une à une) des variables dont la contribution à la somme des carrés est à la fois la plus faible et non significative au niveau P = 0,05. La longueur de la tige peut être exprimée entièrement à partir des longueurs des différents entre-nœuds, du nombre de feuilles et du nombre d'entre-nœuds développés (le carré du coefficient de corrélation liant Y réel à Y estimé est peu différent de 1). Les caractéristiques de l'épi (longueur, nombre d'articles et longueur moyenne d'un article du rachis) n'interviennent pas à un niveau

(1) Entre-nœud supérieur ou « col de l'épi ».

TABLEAU 6

Régressions concernant les variables étudiées
(pour la signification des abréviations, se reporter au texte)

1) L_T (1) = — 14,07 + 1,16 L_n + 0,84 L_{n-1} + 1,01 L_{n-2} + 1,36 L_{n-3} — 1,53 N_F + 6,09 N_{EN}
F (2) : *368,93* *43,28* *11,01* *7,91* *11,58* *10,58*
R au carré (3) : 0,98

2) L_n = 7,11 + 0,47 L_{n-1} + 0,78 L_{n-2} — 0,51 L_{n-3} — 0,55 N_F + 0,20 N_{EN}
F (2) : 3,32 0,78 0,26 0,35 0,69
R au carré (3) : 0,41

3) L_{n-1} = 18,31 + 0,94 L_{n-2} + 0,11 L_n + 0,81 L_{n-3} — 0,68 N_F — 2,22 N_{EN}
F (2) : *12,01* 3,32 3,03 2,50 1,51
R au carré (3) : 0,76

4) L_{n-2} = 3,71 × 1,04 L_{n-3} + 0,17 L_{n-1} + 0,03 L_n + 0,22 N_F — 1,31 N_{EN}
F (2) : *47,02* *12,01* 1,60 1,47 3,01
R au carré (3) : 0,91

5) L_{n-3} = — 9,91 + 0,41 L_{n-2} + 0,06 L_{n-1} — 0,01 L_n + 0,01 N_F + 2,35 N_{EN}
F (2) : *47,02* 3,03 0,26 0,02 *37,98*
R au carré (3) : 0,94

6) N_{EN} = 2,87 + 0,16 L_{n-3} — 0,03 L_{n-2} — 0,01 L_{n-1} + 0,003 L_n + 0,13 N_F
F (2) : *37,98* 3,01 1,51 0,69 *25,87*
R au carré (3) : 0,87

(1) Cette régression a été obtenue par élimination progressive (une à une) des variables dont la contribution à la somme des carrés est à la fois la plus faible et non significative (F < 4,0).
(2) Rapport de la « variance due à la régression de Y par rapport au caractère considéré quand les autres caractères sont fixés » sur la « variance de l'erreur ». Les F significatifs au niveau P = 0,05 sont en italique.
(3) Carré du coefficient de corrélation liant Y réel à Y estimé.

TABLEAU 7

Coefficients de corrélation entre les données prises 2 à 2 (n = 70) (voir le texte)
Niveau de signification pour P = 0,05 : 0,24 ; pour P = 0,01 : 0,29
(pour la signification des abréviations, se reporter au texte)

Variables	L_T	L_n	L_{n-1}	L_{n-2}	L_{n-3}	N_F	N_{EN}	L_E	N_A	L_{MA}
L_T	+ 1,00	+ 0,85	+ 0,87	+ 0,90	+ 0,87	+ 0,57	+ 0,73	+ 0,63	+ 0,61	+ 0,12
L_n	+ 0,85	+ 1,00	+ 0,61	+ 0,61	+ 0,56	+ 0,35	+ 0,46	+ 0,58	+ 0,54	+ 0,14
L_{n-1}	+ 0,87	+ 0,61	+ 1,00	+ 0,84	+ 0,78	+ 0,45	+ 0,57	+ 0,37	+ 0,43	— 0,01
L_{n-2}	+ 0,90	+ 0,61	+ 0,84	+ 1,00	+ 0,93	+ 0,67	+ 0,77	+ 0,54	+ 0,68	— 0,03
L_{n-3}	+ 0,87	+ 0,56	+ 0,78	+ 0,93	+ 1,00	+ 0,76	+ 0,88	+ 0,57	+ 0,65	+ 0,01
N_F	+ 0,57	+ 0,35	+ 0,45	+ 0,67	+ 0,76	+ 1,00	+ 0,85	+ 0,38	+ 0,65	+ 0,18
N_{EN}	+ 0,73	+ 0,46	+ 0,57	+ 0,77	+ 0,88	+ 0,85	+ 1,00	+ 0,61	+ 0,59	+ 0,12
L_E	+ 0,63	+ 0,58	+ 0,37	+ 0,54	+ 0,57	+ 0,38	+ 0,61	+ 1,00	+ 0,45	+ 0,65
N_A	+ 0,61	+ 0,54	+ 0,43	+ 0,68	+ 0,65	+ 0,65	+ 0,59	+ 0,45	+ 1,00	— 0,37
L_{MA}	+ 0,12	+ 0,14	— 0,01	— 0,03	+ 0,01	— 0,18	+ 0,12	+ 0,65	— 0,37	+ 1,00

significatif dans l'expression de la longueur de la tige, ce qui confirme la possibilité d'obtenir un épi long avec un grand nombre d'épillets sur une paille courte.

La contribution de l'entre-nœud supérieur est extrêmement forte ($F = 368{,}9$). Vient ensuite l'entre-nœud $n - 1$ ($F = 43{,}3$). En ce qui concerne les quatre dernières données, leurs contributions, prises une à une, sont relativement faibles. Ces variables sont en corrélation (tabl. 7) les unes avec les autres et avec le nombre de feuilles (précocité). Par contre, la longueur de l'entre-nœud d'ordre n (et à un moindre degré, celle de l'entre-nœud $n - 1$) est peu dépendante du nombre de feuilles ($r = + 0{,}35$ et $+ 0{,}45$ respectivement).

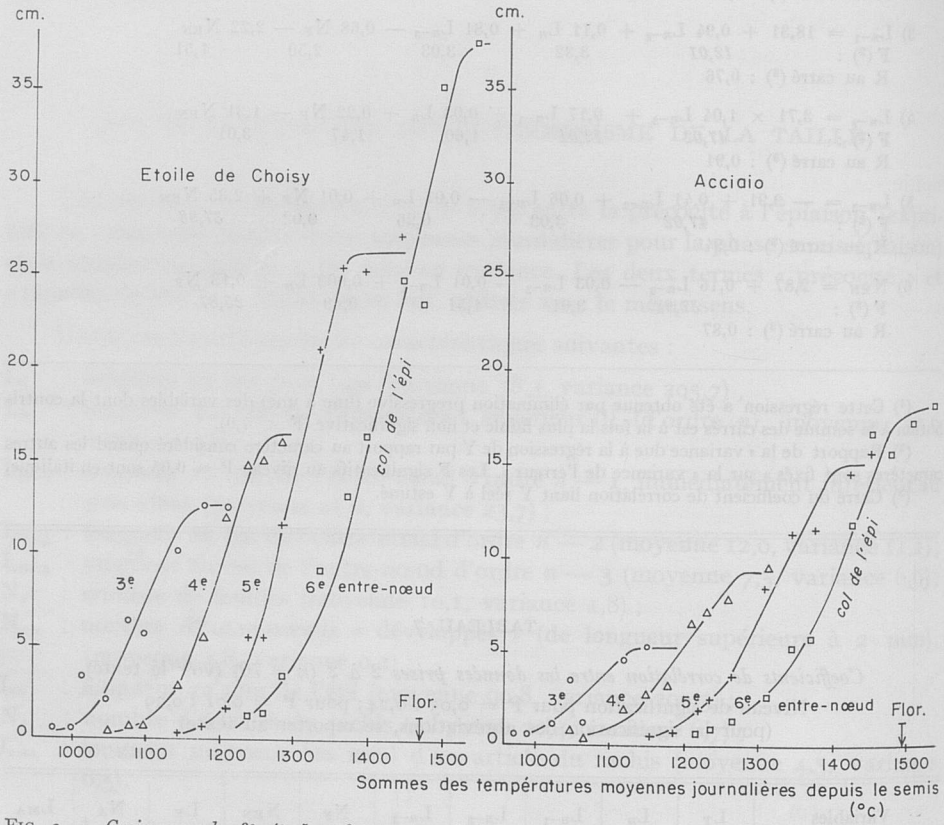


FIG. 3. — *Croissances des 3e, 4e, 5e et 6e entre-nœuds* (col de l'épi) *d'une variété « classique »* Étoile de Choisy *et d'une variété « demi-naine »* Acciaio

Les 2 variétés sont de même précocité à la floraison (même nombre de feuilles) et ont été cultivées dans les mêmes conditions (semis le 24 novembre 1965 à raison d'un grain tous les 5 cm : grains collés préalablement sur des bandes de papier Kraft).

La longueur de la tige est donc conditionnée *principalement* par trois facteurs ou groupes de facteurs déterminant respectivement : la longueur de l'entre-nœud d'ordre n, la longueur de l'entre-nœud d'ordre $n - 1$, la précocité à l'épiaison. Le premier est de loin le plus important dans l'expression de la taille.

2. Si l'on examine le niveau de corrélation entre le nombre de feuilles (précocité)

et les longueurs des différents entre-nœuds (tabl. 7), le coefficient diminue régulièrement lorsque l'on passe des entre-nœuds de la base ($r = + 0{,}76$) à l'entre-nœud supérieur ($r = + 0{,}35$). Ce qui suggère que les facteurs ou groupes de facteurs déterminant la précocité à l'épiaison interviennent surtout en début de croissance de la tige, leur action se diluant ensuite.

Cette action limitée dans le temps se retrouve pour les autres facteurs : régressions 2, 3, 4 et 5 (tabl. 6) qui expriment la longueur de chaque entre-nœud en fonction des 5 autres variables entrant dans la détermination de la longueur de la tige. La comparaison des F dans chaque régression indique que la longueur d'un entre-nœud est principalement fonction des longueurs de l'entre-nœud qui le précède et de l'entre-nœud qui le suit, donc d'une période de croissance très précise.

Dans la croissance d'un entre-nœud on peut distinguer (fig. 3) :

— une première phase au cours de laquelle la vitesse d'élongation est en *augmentation* continue ; la croissance, lente au début, devient rapide en fin de phase ;

— une seconde phase où la vitesse d'élongation est relativement *constante* et rapide.

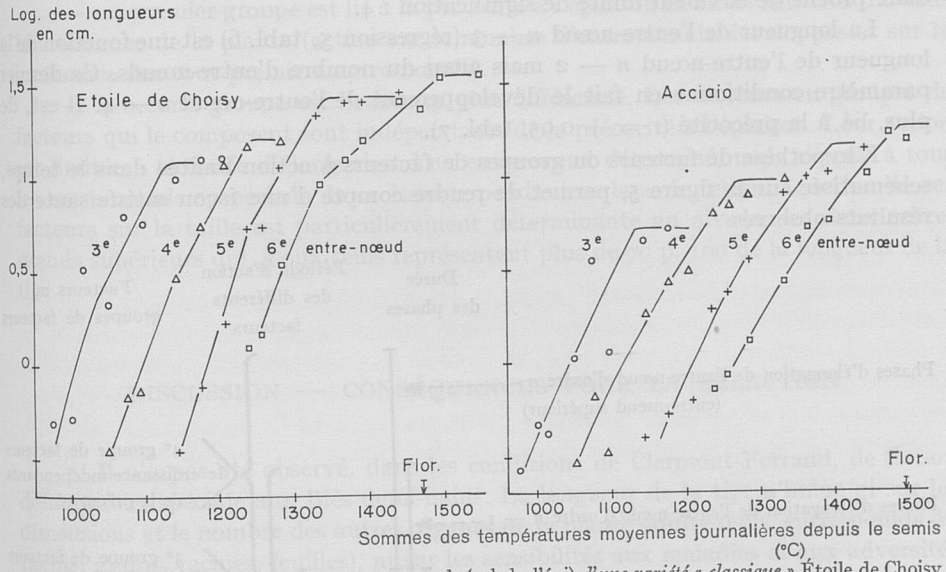


FIG. 4. — *Croissances des 3e, 4e, 5e et 6e entre-nœuds* (col de l'épi) *d'une variété « classique »* Étoile de Choisy *et d'une variété « demi-naine »* Acciaio

Les 2 variétés sont de même précocité à la floraison (même nombre de feuilles) et ont été cultivées dans les mêmes conditions (semis le 24 novembre 1965 à raison d'un grain tous les 5 cm : grains collés préalablement sur des bandes de papier Kraft).

Les longueurs mesurées sont ici exprimées en valeur logarithmique.

La figure 4, où les longueurs mesurées sont exprimées par leur logarithme, permet de mieux préciser les changements de phase. A la première phase d'élongation (à « vitesse croissante ») d'un entre-nœud, correspond la deuxième phase (à « vitesse constante ») de l'entre-nœud précédent. L'entre-nœud suivant n'a pratiquement pas commencé son élongation (croissance totale inférieure à 5 mm).

De même, à la seconde phase d'élongation d'un entre-nœud, correspond la pre-

mière phase de l'entre-nœud suivant. La croissance de l'entre-nœud immédiatement inférieur est terminée.

Tout se passe comme si des facteurs ou groupes de facteurs agissaient sur la croissance durant une période limitée à la phase d'élongation de l'entre-nœud considéré. Cette hypothèse apporte une explication au niveau des corrélations (tabl. 7) qui existent entre les longueurs des différents entre-nœuds. En effet, à l'action des facteurs (ou des groupes de facteurs) intervenant sur la croissance pendant la période correspondant à l'élongation d'un entre-nœud, se superposent, pendant la phase d'élongation à « vitesse croissante »: l'influence de facteurs dont l'action est limitée à la période d'élongation de l'entre-nœud précédent ; pendant la phase d'élongation à « vitesse constante » : l'influence de facteurs dont l'action est limitée à la période d'élongation de l'entre-nœud suivant.

La longueur du dernier entre-nœud (entre-nœud supérieur n) n'est déterminée que par deux séries ou groupes de facteurs (au lieu de trois puisqu'il n'y a pas d'entre-nœud supérieur à l'entre-nœud n). De ce fait, sa longueur ne doit pas pouvoir être exprimée valablement à partir de la seule longueur de l'entre-nœud n — 1. La régression 2 (tabl. 6) est en effet non significative : la valeur du F de L_{n-1} (3,32) est cependant proche de la valeur limite de signification : 4.

La longueur de l'entre-nœud n — 3 (régression 5, tabl. 6) est une fonction de la longueur de l'entre-nœud n — 2 mais aussi du nombre d'entre-nœuds. Ce dernier paramètre conditionne en fait le développement de l'entre-nœud n — 4. Il est, de plus, lié à la précocité ($r = + 0{,}95$, tabl. 7).

L'hypothèse de facteurs ou groupes de facteurs à action limitée dans le temps, schématisée sur la figure 5, permet de rendre compte d'une façon satisfaisante des résultats observés.

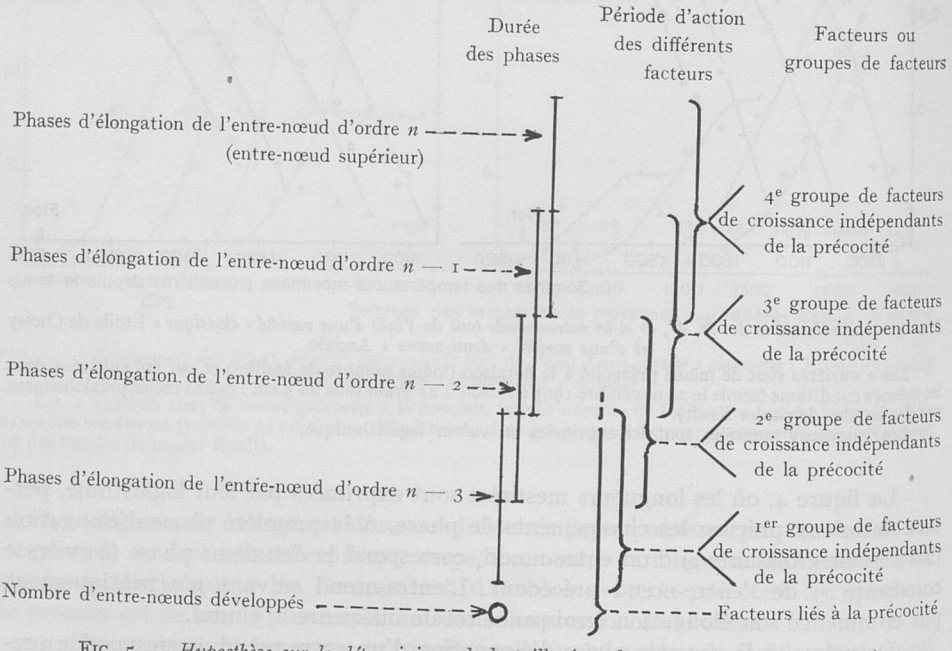


FIG. 5. — *Hypothèse sur le déterminisme de la taille* (cas de 4 entre-nœuds développés)

3. Les coefficients des régressions 2, 3, 4 (tabl. 6) permettent de calculer une évaluation (valeur ajustée [1]) de la longueur qu'aurait chacun des segments de la tige d'une variété si les autres variables étaient fixées. La longueur de l'entre-nœud n peut varier dans la proportion de 1 (*Hufs'Imperial*) à 2 (*CG 47*), celle des entre-nœuds $n-1$ et $n-2$ de 1 à 1,5. Pour la moyenne des variétés étudiées, l'entre-nœud supérieur n représente 42 p. 100 de la longueur de la tige, l'entre-nœud $n-1$ 28 p. 100, l'entre-nœud $n-2$ 15 p. 100. Un blé demi-nain est donc essentiellement une variété dont les entre-nœuds supérieurs sont courts.

Ces « ajustements » montrent, d'autre part, que la taille des variétés demi-naines les plus courtes de la série étudiée (60 cm en conditions normales de culture), est encore susceptible d'être réduite.

Conclusion à l'étude biométrique du déterminisme de la taille

Dans l'expression de la taille on peut distinguer l'action de plusieurs facteurs ou groupes de facteurs, chacun agissant pendant une période bien précise de la croissance de la tige :

— un premier groupe est lié à la précocité à l'épiaison et intervient très tôt dans la croissance de la plante (action sur le nombre d'entre-nœuds développés et sur la croissance des tout premiers entre-nœuds).

— le second groupe est beaucoup plus différencié. Les facteurs ou groupes de facteurs qui le composent sont indépendants de la précocité à l'épiaison. Leur action est limitée à la durée d'élongation d'un entre-nœud déterminé, mais s'étend à tous les entre-nœuds en période de croissance pendant ce laps de temps. L'action de ces facteurs sur la taille est particulièrement déterminante au niveau des deux entre-nœuds supérieurs qui, à eux seuls représentent plus de 70 p. 100 de la longueur de la tige.

DISCUSSION — CONSÉQUENCES POUR LA SÉLECTION

1. Il n'a pas été observé, dans les conditions de Clermont-Ferrand, de liaison défavorable, spéciale aux Blés demi-nains. La longueur de la tige n'influe ni sur les dimensions et le nombre des autres organes de la plante adulte (épis, entre-nœuds du rachis, grains, racines, feuilles), ni sur les sensibilités aux maladies et aux adversités climatiques les plus fréquentes, ni sur la qualité technologique de la récolte.

La résistance au Charbon nu (*Ustilago tritici* (PERS.) ROSTR.) n'a pas été abordée dans cette étude. D'après McKENZIE (1964), il n'y aurait pas de liaison entre la sensibilité à cette maladie et la taille.

Bien que les zones françaises de culture intensive du Blé, en particulier les plaines du nord de la France, ne soient pas particulièrement sèches, le problème de la résistance à la sécheresse mérite d'être envisagé (en notant cependant que, dans tous les cas où l'irrigation est possible, cette caractéristique perd de son intérêt). Pour un blé

[1] Pour une régression du type $\hat{Y} = a + bX$, la valeur de Y_n ajustée à une valeur X_1 de X est $\hat{Y}_1 + (Y_n - \hat{Y}_n)$ que l'on peut écrire $Y_n + b(X_1 - X_n)$. X_1 a été pris égal à la moyenne des valeurs X.

semé à l'automne dans les conditions françaises de la zone « *Cappelle* » (Nord, Bassin parisien, Ouest, Centre), la sécheresse du sol n'est pratiquement à craindre qu'à partir de début avril. Pour ce type de sécheresse, intervenant à partir du début de la montaison, la résistance serait en corrélation positive avec un tallage-épis élevé (Webb et Stephens, 1936) et une grande précocité de maturité (Chinoy, 1962). Des variétés « demi-naines » présentant un bon comportement à ce type de sécheresse ont pu être obtenues par Borlaug au Mexique et Ephrat en Israël. Par contre, en ce qui concerne la sécheresse d'hiver et de début printemps (climat de type continental), il n'a pas été obtenu, jusqu'à maintenant, de blés « demi-nains » présentant un niveau de résistance aussi élevé que les variétés cultivées actuellement dans les Plaines centrales des États-Unis (Briggle et Vogel, 1967).

Dans les conditions françaises, et pour l'ensemble des caractères étudiés, aucune incidence physiologique défavorable n'est à redouter d'une nouvelle diminution de la taille. Cependant, du fait que, d'une part, les variétés « demi-naines » permettront un emploi accru des engrais azotés (avec comme conséquence une augmentation du niveau d'infection des maladies : voir tabl. 3) et que, d'autre part, le raccourcissement des entre-nœuds accompagné d'un tallage-épis plus élevé tend à créer au niveau de la plante un micro-climat plus favorable au développement de certains champignons, il est nécessaire d'attacher aux caractères de résistance aux maladies une importance plus grande que lors d'une sélection de type « classique ». Il semble en être de même pour la qualité technologique, notamment en ce qui concerne la pression P mesurée à l'alvéographe Chopin (voir tabl. 4).

2. Le tallage-épis est un facteur de productivité très important chez les blés « demi-nains ». De plus, sur un plan général, il est en corrélation : — avec le volume radiculaire total (McKey, 1964) duquel dépend toute l'alimentation de la plante, — avec l'importance du système radiculaire dans les dix premiers centimètres du sol. Ce dernier caractère conditionne pour une large part (Harrington et Waywell, 1950, Grignac, 1965) la résistance à la verse dite radiculaire (la plante entière se couche). Le tallage-épis est, de plus, le facteur de productivité le moins aléatoire (Jonard et Koller 1951) : il assure une plus grande « souplesse » à la variété. Pour ces raisons, une importance particulière doit être attachée à ce caractère dans un programme portant sur les blés « demi-nains ».

3. La taille est un caractère très complexe. Le nombre élevé des facteurs conditionnant la longueur de la tige est confirmé par les analyses monosomiques. Onze chromosomes au moins portent des loci ayant une action sur la taille : 4 du génome A, 3 du génome B et 4 du génome D (Kuspira et Unrau, 1957 ; Allan et Vogel, 1963).

Les résultats acquis montrent que la taille est déterminée par deux séries de facteurs : les uns liés à la précocité à l'épiaison, les autres indépendants de cette caractéristique.

Les premiers ne sont que d'un intérêt relativement limité pour le sélectionneur. Dans un lieu déterminé, la gamme des précocités à l'épiaison utilisable est en effet assez largement tributaire des conditions climatiques.

Le second groupe est d'un intérêt pratique beaucoup plus large. Il présente, par surcroît, une possibilité d'action sur la taille plus marquée. Autre fait très favorable, le nanisme déterminé par ce second groupe de facteurs n'apparaît pas comme un

phénomène global, intéressant la totalité de la tige. Il est possible, dans une certaine mesure, d'agir électivement à un niveau déterminé de la plante.

Cette complexité, alliée à la dominance du caractère haute taille, permet d'apporter une explication :

— aux nombreux cas de transgression de la taille observés en F_1 ;

— au nombre réduit de descendances F_2 de la taille du parent le plus court, dans le cas de croisements entre variétés « demi-naines » et variétés « classiques » dont les partenaires ont été choisis plus ou moins empiriquement.

Ainsi, dans des croisements de sondage réalisés en 1959 entre *Fortunato* (variété italienne précoce de taille 80 cm) et 3 lignées I. N. R. A. : *P 342* (120 cm) et *V 81-12* (105 cm) de Versailles, (*Cappelle* × *135*) 36 (105 cm) de Dijon, les mensurations faites montrent qu'en F_2 de ce type de croisement, le pourcentage de plantes de la taille du parent court et d'une précocité n'excédant pas celle d'*Étoile de Choisy* se réduit à quelques unités p. 100. D'où la nécessité d'un effectif F_2 trop élevé : d'autant plus qu'au tri taille et précocité s'ajoutent des tris sur les résistances au froid, aux Rouilles noire et jaune et sur la qualité. D'autre part *Fortunato* présente les défauts de la majorité des variétés italiennes, une paille raide et cassante, un épi relativement compact et un tallage faible (cette variété avait été retenue en raison de son haut niveau de productivité en Italie).

Il est nécessaire de ne retenir comme géniteurs de taille que les variétés les plus courtes, à épi long, à tallage-épis élevé, présentant un ensemble de facteurs de régularité aussi important que possible, en n'accordant pas trop d'importance au rendement de ces variétés dans les conditions françaises.

L'observation de notre collection de blés « demi-nains » (110 variétés : Australie : 3, Canada : 6, Corée : 1, Espagne : 1, États-Unis : 5, France : 3, Indes : 3, Israël : 18, Italie : 39, Japon : 12, Mexique : 5, Yougoslavie : 14) a permis de trier quelques géniteurs (tabl. 8) qui paraissent actuellement les meilleurs pour l'obtention de types « demi-nains » par croisement avec des variétés de type « classique » possédant une bonne adaptation.

En particulier, l'utilisation de *Mexique 50* [1] en croisement avec la lignée I. N. R. A. *Versailles B 21* a permis, comme nous l'avons vu (fig. 2) l'obtention de bonnes descendances demi-naines possédant à un niveau appréciable des résistances aux principaux éléments défavorables du milieu et une bonne qualité technologique. Quelques-unes ont, dans les conditions de Clermont-Ferrand, un rendement (2 années d'essai : 1966 et 1967) supérieur d'environ 5 p. 100 aux variétés françaises actuelles les plus productives.

Sur le plan pratique, le nombre élevé de facteurs en jeu dans le déterminisme de la taille, auxquels viennent s'ajouter des gènes nouveaux introduits par la variété étrangère, font que la « fixation » des lignées est beaucoup plus longue [2]. Par contre, les types obtenus sont beaucoup plus diversifiés. Cette dernière remarque est très importante : de tels croisements peuvent permettre l'introduction de gènes favorables nouveaux dans l' « écotype » français.

[1] Rendement relatif à *Étoile de Choisy* : 77 p. 100 (en l'absence de dégâts de froid). Nécroses foliaires importantes (caractère bifactoriel).

[2] Il vient s'y ajouter, tout au moins pour certaines variétés demi-naines, une stérilité mâle génique partielle (*Norin 10* : environ 10 p. 100 des fleurs, *Acciaio* : 5 p. 100).

TABLEAU 8

	Caractéristiques des variétés de référence			Caractéristiques de quelques géniteurs demi-nains (conditions de Clermont-Ferrand, semis de novembre)										
	Cappelle	*Champlein*	*Moisson*	*Acciaio*	*E 4849*	*(Jens. 43 × Wash. 2) 173-344-4*	*Mexique 10*	*Mexique 50*	*(Mex. 50 × B 21-5-6) 7-17-4*	*Norin 10*	*N 46*	*N 66*	*Sanciul*	*T 18*
Origine				Italie	Indes	Canada	Mexique	Mexique	INRA	Japon	Israël	Israël	Corée	Italie
Taille totale (en cm)	110	105	100	60	60	60	65	60	60	65	60	65	70	70
Longueur de l'épi (cm)	9,5	10,5	8,0	9,5	9,0	11,0	10,5	8,5	10,0	10,5	10,0	9,5	11,0	9,0
Poids du grain (1)	7	5	9	3	5	1	2	9	1	3	7	4	3	5
Tallage épi (1)	5	6	5	4	9	9	9	7	5	5	5	8	8	6
Type de développement	hiver	1/2 hiver 1/2 alter.	très hiver	alternatif	printemps	très hiver	hiver	1/2 ptps	1/2 hiver	1/2 alter.	printemps	printemps	très hiver	alternatif
Précocité à l'épiaison (en jours/*Moisson*)	+ 10	+ 6	0	— 4	— 14	+ 6	— 4	— 14	+ 6	— 6	— 14	— 13	— 3	— 7
Importance du syst. racin. superficiel (1)	6	8	8	6	5	9	4	3		4	5	8	9	4
Résistances : au froid (1)	5	4	7	4	3	8	4	3	6-7	7-8	3	3	7	3
Résistances : à la Rouille jaune (1)	6	7	9	3	6	8	5	9	7	1	5	8	1	3
Résistances : à la Rouille brune (1)	5	4	3	5	9	5	6	8	7	5	8	9		
Résistances : à la Rouille noire (1)	4	4	5	3	9	3	7	9	8	1	8	9	5	2
Résistances : à l'Oïdium (1)	5	5	5	5	7	5	3	8	5	4	8	8	1	5
Qualité : *W* Chopin (1)	5	4	6	6	2		6	9	9	6	6	2	1	1
Qualité : *G* Chopin (1)	6	5	6	7	3		7	9	8	7	7	3	1	1
Qualité : Indice Pelshenke (1)	4	1	5	6	3	7	5	9	9	4	5	3	1	6

(1) Notation de 1 à 9, 9 correspondant à l'état le plus favorable du caractère envisagé.

CONCLUSIONS

L'obtention de blés « demi-nains » possédant les mêmes caractéristiques que les variétés classiques, mais présentant une résistance accrue à la verse, doit assurer une plus grande régularité des rendements et permettre à l'agriculteur de franchir un nouveau pas dans l'intensification de la culture du blé.

Les blés hybrides F_1 devront aussi être très résistants à la verse, donc courts. Or, du fait de la dominance fréquente du caractère « taille haute », ils ne pourront être obtenus qu'à partir de lignées demi-naines.

Ces quelques considérations soulignent l'intérêt de l'obtention des variétés « demi-naines » bien adaptées aux conditions françaises. Nos observations nous ont permis de préciser les géniteurs les plus facilement utilisables, dont quelques-uns ont déjà donné des descendants qui se sont bien comportés dans les essais de rendement de 1966 et 1967.

Reçu pour publication en mai 1968.

SUMMARY

SOME PROBLEMS SET BY THE SELECTION FOR DWARFNESS (SEMI-DWARF TYPE) IN COMMON WHEAT

These investigations were carried out on 105 varieties with very different sizes, origins and development types (tabl. 2). Three problems, fundamental in the breeding of height, were particularly worked on :

1. Incidence of a reduction of height on the other characters of the plant.

A comparison was made between the factors of productivity, those of regularity in yield and those of quality. No physiological incidence particular to semi-dwarf wheats could be put into evidence. The productivity factor which can be improved in the most useful way seems to be the tillering — ears one.

2. Biometrical study of height determinism.

One can consider the action of a certain number of factors or groups of factors which each affect a definite period of the growth of the stem :

— a first group is linked to the date of ear emergence and comes into action at a very early stage of the plant development (action on the number of internodes formed and on the growth of the very first internodes) ;

— the second group is much more differentiated. The factors or group of factors which constitute it are not related to the date of ear emergence. Their action is limited to the stage of stretching of a definite internode but can affect all the internodes in the course of the growth period during this stage. The influence of these factors on the height is particularly determining at the level of the two upper internodes which alone can make up more than 70 per 100 of the length of the stem.

The first group is only of limited interest for the plant breeder ; in a definite area, the scale of date of ear emergence which can be used is largely dependant on the climatic conditions.

The second group is of for greater practical interest — Moreover it provides a greater possibility of action on the size.

An other favourable factor is that the dwarfness determined by this second group does not appear to be a general phenomenon affecting the whole stem. Up to a certain point, one can interfere at a definite level of the plant.

3. Choice of the parents and of the progenies.

According to the results mentionned above, the study of out world collection of semi-dwarf wheats 110 varieties allowed to precise which parents seemed the most convenient to use (tabl. 8). Some of them have already given progenies which have had a satisfactory behaviour in the yield trials of 1966 and 1967.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLAN R. E., VOGEL O. A., 1963. F_2 monosomic analysis of culm length in wheat crosses involving semi-dwarf *Norin 10-Brevor 14* and the *Chinese spring* series. *Crop Sci.*, **3**, 538-540.

BRIGGLE L. W., VOGEL O. A., 1968. Breeding short-stature, disease resistant wheats in the United States. *EUCARPIA, Meeting of the Sections Cereals and Physiology*, Wageningen, October 24-27, 1967. Euphytica (sous presse).

CHINOY J. J., 1962. Physiology of drough resistance in wheat. IV. Effect of wilting at different growth, and developmental stages of plant characters determining yield of grain in eight varieties of wheat. *Φxylon* **9**, 19, 5-10.

FARRER W., 1898. The making and improvement of wheats for australian conditions. *Agric. Gaz. New South Wales*, **9**. 131-168 et 241-260.

GRIGNAC P., 1965. *Contribution à l'étude de* Triticum durum DESF. (Thèse), 117-119, Institut national de la Recherche agronomique, 149 rue de Grenelle, Paris, 7e.

HARRINGTON J. B., WAYWELL C. G., 1950. Testing resistance to shattering and lodging in cereals. *Sci. Agric.*, **30**, 51-60.

JONARD J., 1968. Communication personnelle.

JONARD J., KOLLER J., 1951. Les facteurs de la productivité chez le Blé. Résultats obtenus en 1948 et 1949. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 256-276.

KUSPIRA J., UNRAU J., 1957. Genetics analysis of certain characters in common wheat using whole chromosome subtitution lines. *Canadian J. Plant Sci.*, **37**, 300-326.

MCKENZIE H., 1964. Inheritance of bunt reaction in a *Redman* × *S 615* wheat cross. *Canad. J. Plant Sci.*, **44**, 561-567.

MCKEY J., 1964. Resistance to lodging and breeding methods for its improvement. *Inform. Bull. near East wheat and barley improv. prod. project*, **1**, 2-4.

SNEDECOR G. W., 1956. *Statistical methods applied to experiments in Agriculture and Biology*, 437-438. Fifth edition. The Iowa State College Press, Ames, Iowa.

VOGEL O. A., CRADDOCK J. C. Jr., MUIR C. E., EVERSON E. H., RODE C. R., 1956. Semi-dwarf growth habit in winter wheat improvement for the Pacific northwest. *Agron. J.* **48**, 76-78.

WEBB R. B., STEPHENS D. E., 1963. Crown and root development in wheat varieties. *J. Agric. Res.*, **52**, 569-583.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (3), 261-273.

LES FÉCONDATIONS AVEC DES MÉLANGES DE POLLEN COMME MOYEN D'ÉTUDE DE LA SÉLECTION GAMÉTOPHYTIQUE DANS LES STYLES DU LIN CULTIVÉ

F. PLONKA, J. DUBOIS, J. ARNOUX
avec la collaboration technique de Chr. FALLOT

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles,
Institut national de la Recherche agronomique

Station d'Amélioration des Plantes,
Faculté des Sciences, Gembloux (Belgique)

Service de Biométrie,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles,
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Le but de ce travail est de montrer que les disjonctions anormales ne sont pas dues, dans le cas du lin cultivé, à des anomalies de méiose mais à une compétition entre tubes polliniques à génotype différent. Le mélange à 50 p. 100 des deux sortes de pollen d'un mélange a été réalisé statistiquement. Quoique les conditions de milieu au moment de la fécondation aient une influence sur cette compétition, les déviations des proportions observées sont approximativement les mêmes à Gembloux et à Versailles.

INTRODUCTION

La sélection gamétophytique mâle peut être définie comme l'action exercée par les styles sur la croissance des tubes polliniques selon les gènes qu'ils portent. Lorsque la germination des grains de pollen est complètement inhibée, il s'agit du cas extrême de l'incompatibilité ; ce sont généralement les grains de pollen qui ont le même gène d'incompatibilité que les stigmates qui ne développent pas de tube pollinique.

Dans la sélection gamétophytique telle que nous l'envisageons ici, il y a simplement des différences dans la vitesse de croissance des tubes polliniques selon les variétés auxquelles ils appartiennent.

Lorsqu'un caractère morphologique est lié, dans le grain de pollen, à l'un des gènes agissant sur le tube pollinique, on observe des déviations de disjonction pour ce caractère. Les travaux récents entrepris pour expliquer ces déviations de disjonction montrent que la sélection gamétophytique n'est pas exceptionnelle dans la nature, comme le montrent les travaux d'ALLARD, 1963 ; DAVIS et WALL, 1961 ; DOLLINGER, 1961 ; HARTE, 1961 ; LOEGERING et SEARS, 1963 ; LONGLEY, 1961 ; LUIG, 1960 ; MAGUIRE, 1963 ; NYQUIST, 1962 ; REIMANN-PHILIPP, 1962 ; TABATA, 1961.

Des phénomènes analogues ont été observés chez les animaux où ils portent le nom de sélection gamétique puisque le stade haploïde y est réduit au gamète. Citons BATEMAN, 1960 *a* et 1960 *b* ; CATTANACH, 1962 et KAICHIRO ; YASSAGISSAWA et *al.*, 1961 sur la Souris ; KACZMAREK, 1962 sur le Porc ; MÉRAT, 1962 et 1963 sur la Poule.

Les disjonctions anormales de couleur des fleurs observées chez le Lin cultivé, sont dues à la sélection gamétophytique (travaux en cours de publication). Plusieurs gènes en sont responsables. Cependant, la méiose présente certaines particularités comme les associations des chromosomes en pseudo-quadrivalents et pseudo-sexivalents. Il convenait donc d'éliminer l'hypothèse attribuant les proportions aberrantes des disjonctions en F_2 à une irrégularité de la répartition des gènes au cours de la réduction chromatique. Pour ce faire, il suffisait de déposer sur les stigmates un mélange de pollen comprenant 50 p. 100 de grains de chacun des deux allèles à disjonction déviée, la bonne faculté germinative du pollen ayant été vérifiée au préalable. Si les deux phénotypes de la descendance s'écartent des proportions 1 : 1, les causes de la déviation sont à chercher après la microsporogenèse.

Ces expériences ont été reproduites plusieurs années à Versailles, et, en 1966, le même essai a été réalisé à la Station d'Amélioration des Plantes de Gembloux.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Méthode du mélange des grains de pollen

La difficulté consiste à obtenir un mélange de pollen réalisant la proportion désirée. Comme il y a dix ovules par fleur, l'idéal serait de déposer vingt grains de pollen sur les stigmates, dix appartenant à une variété et les dix autres à l'autre variété du mélange. Un assez grand nombre de répétitions permettrait d'estimer la variation du taux de fécondation de chacune des deux sortes de pollen. Ces difficultés de manipulations et de comptage des grains de pollen sous la loupe binoculaire demanderaient un temps trop important pour pouvoir féconder le nombre suffisant de fleurs permettant d'effectuer des interprétations statistiques. Pour surmonter cette difficulté, nous avons préféré adopter une autre méthode. Sur les stigmates d'une fleur castrée au préalable, nous apportions successivement du pollen d'un type puis celui d'un autre type : la même opération était réalisée sur la fleur suivante mais en inversant l'ordre de pollinisation. Grâce à ce système, il est possible de polliniser un grand nombre de fleurs ce qui permet de se rapprocher statistiquement d'un mélange à 50 p. 100 des deux sortes de pollen.

Les variétés utilisées

Dans nos expériences, nous avons utilisé les variétés différant par le couple d'allèles N^c : n^c. Celles qui portent l'allèle N^c ont une fleur bleue (si d'autres gènes ne sont pas en jeu) ; les styles, les filets d'étamine et les anthères présentent aussi cette coloration. Une plante homozygote de formule $n^c n^c$ donne des fleurs blanches à anthères bleues ; ses styles et ses filets d'étamine sont également blancs. Si la plante est hétérozygote du type $N^c n^c$, les fleurs sont bleu pâle mais seul le limbe des pétales est coloré alors que les nervures, les filets et les styles restent incolores. L'allèle n^c est en effet

dominant en ce qui concerne la suppression de la pigmentation des styles, des filets d'étamine et des nervures des pétales mais il est récessif (totalement par temps chaud) pour la suppression de la couleur du limbe. Cette propriété permet de distinguer facilement les hétérozygotes et la fécondation d'une plante à fleurs bleues N^cN^c par un mélange de pollen $N^c + n^c$ donnera une descendance de plantes à fleurs bleues N^cN^c et fleurs bleu pâle N^cn^c nettement différentes. Si la plante fécondée par le même mélange de pollen est de génotype n^cn^c (c'est-à-dire qu'elle est à fleurs blanches), sa descendance sera blanche n^cn^c et bleu pâle N^cn^c.

Biologie florale et fécondation artificielle

Le Lin cultivé est une plante autogame ne présentant que 3 p. 100 environ de fécondation croisée dans la région parisienne. Les variétés sont maintenues pures et pratiquement homozygotes par sélection généalogique. Une différence phénotypique d'une descendance à l'autre est facilement repérable dans la pépinière.

La fleur étant protogyne, la fécondation est réalisée la veille de son éclosion. Les stigmates deviennent réceptifs dans le bouton lorsque la corolle, toujours enroulée et fermée, dépasse nettement les sépales. A ce stade, les filets d'étamine sont encore courts et les anthères ne sont pas encore mûres. Celles-ci ne deviennent déhiscentes que le lendemain matin au moment où la corolle se déroule et s'épanouit. Pour effectuer la fécondation, la corolle enroulée dans le bouton, est enlevée, au moment de la pollinisation, les anthères sont arrachées par précaution puis le pollen N^c puis n^c, ou inversement, est déposé par frottement des anthères du parent mâle sur les stigmates, immédiatement après la castration.

Il est inutile d'isoler sous sachet les fleurs pollinisées car le pollen du Lin n'est pas anémophile et les abeilles ne visitent pas les fleurs dépourvues de corolle. D'ailleurs, le pollen germe rapidement et les tubes polliniques atteignent l'ovaire 20 minutes environ après la pollinisation.

Méthode statistique de comparaison

Chaque fleur pollinisée avec le mélange de pollen ne reçoit pas exactement 50 p. 100 de chaque type, les grains provenant d'une anthère sont, de plus, souvent groupés en paquets ; une variation supplémentaire s'ajoute donc à celle due au hasard. Les χ^2 de comparaison ne sont alors plus utilisables directement. La méthode convenable est une analyse habituelle de la variance après transformation angulaire des proportions. Comme celles-ci ne sont pas basées sur les mêmes nombres d'observations, nous avons préféré utiliser les rappotrs de χ^2, chacun étant divisé par ses degrés de liberté. Ces rapports sont distribués en loi de F si les χ^2 sont indépendants. Cette méthode est suggérée par K. MATHER (1946) lorsque les données sont hétérogènes. Ce sont les χ^2 d'hétérogénéité qui sont utilisés comme variances de l'erreur.

RÉSULTATS

Sur les dix-neuf croisements en disjonction pour le gène n^c que nous avons étudiés, les phénotypes n^cn^c de la F_2 étaient en déficit plus ou moins fort sauf lorsque le parent n^c était la variété *Wiera* ou une lignée tirée de *Wiera* (Lignée 1 ou Lignée 2). Les rétro-croisements parents $\times$ F_1, ne donnent de déviation que si la F_1 est utilisée comme parent mâle ce qui suggère que la cause de la disproportion est due aux grains de pollen.

1. *Vérification du mélange déposé sur les stigmates*

L'existence de grains de pollen bleu pâle et d'autres jaune orange pâle permet des comptages à la loupe binoculaire. Les tableaux 1 et 2 donnent les résultats d'une expérience répétée à un an d'intervalle. La moyenne des grains de pollen bleus porteurs du gène n^c est de 49,36 p. 100 pour l'expérience de 1962 et 58,17 p. 100 pour celle de 1963. Il y a d'assez fortes variations des proportions d'une fleur à l'autre,

TABLEAU I

Proportions de grains de pollen déposés sur les stigmates.
Expérience du 1er et 2 octobre 1962

1° Dépôt du pollen jaune d'abord :

Ordre de pollinisation	Total	Jaune	Bleu	Prop. bleu
1	194	142	52	0,268 0
13	157	108	49	0,312 1
17	326	216	110	0,337 4
5	369	236	133	0,360 4
15	219	133	86	0,392 7
11	394	236	158	0,401 0
3	372	215	157	0,422 0
7	238	133	105	0,441 2
9	243	135	108	0,444 4
19	279	72	207	0,741 9
Total	2 791	1 626	1 165	
Proportion moyenne				0,417 4

2° Dépôt du pollen bleu d'abord :

Ordre de pollinisation	Total	Jaune	Bleu	Prop. bleu
20	255	204	51	0,200 0
10	249	146	103	0,413 7
18	261	146	115	0,440 6
2	236	110	126	0,533 9
12	354	127	227	0,641 2
6	287	97	190	0,662 0
16	250	82	168	0,672 0
14	251	81	170	0,677 3
8	267	83	184	0,689 1
4	309	88	221	0,715 2
Total	2 719	1 164	1 555	
Proportion moyenne				0,571 9

TABLEAU 2

Proportions de grains de pollen déposés sur les stigmates.
Expérience des 18 et 19 septembre 1963

1° Dépôt du pollen jaune d'abord :

Ordre de pollinisation	Total	Jaune	Bleu	Prop. bleu	Stigm. de
5	401	207	194	0,483 8	*St. 10*
1	191	140	151	0,518 9	*R. 88*
11	201	94	107	0,532 3	*R. 88*
9	392	183	209	0,533 2	*St. 10*
7	306	141	165	0,539 2	*R. 88*
3	361	150	211	0,584 5	*R. 88*
17	347	142	205	0,590 8	*St. 10*
13	257	104	153	0,595 3	*St. 10*
19	329	133	196	0,595 7	*R. 88*
23	213	86	127	0,596 2	*R. 88*
21	271	98	173	0,638 4	*St. 10*
15	191	59	132	0,691 1	*R. 88*
Total.....	3 560	1 537	2 023		
Proportion moyenne.....				0,568 3	

2° Dépôt du pollen bleu d'abord :

Ordre de pollinisation	Total	Jaune	Bleu	Prop. bleu	Stigm. de
14	217	106	111	0,511 5	*St. 10*
24	226	106	120	0,531 0	*R. 88*
12	222	103	119	0,536 0	*R. 88*
10	451	202	249	0,552 1	*St. 10*
20	272j	116	156	0,573 5	*R. 88*
6	349	146	203	0,581 7	*St. 10*
4	297	124	173	0,582 5	*R. 88*
22	383	158	225	0,587 5	*St. 10*
18	361	144	217	0,601 1	*St. 10*
16	219	86	133	0,607 3	*R. 88*
2	305	90	215	0,704 9	*R. 88*
8	296	76	220	0,743 2	*R. 88*
Total.....	3 598	1 457	2 141		
Proportion moyenne				0,595 1	

surtout en 1962. Les extrêmes sont de 20,00 p. 100 et 74,19 p. 100 en 1962 et 48,38 p. 100 et 74,32 p. 100 en 1963. L'ordre du dépôt du pollen (pollen bleu d'abord ou pollen jaune d'abord) a eu une légère influence. Les stigmates portent en effet un peu plus, en moyenne, du pollen qui a été déposé en premier : les papilles des stigmates, légèrement visqueuses, retiennent le pollen de sorte qu'il n'est pas enlevé par le frottement avec les étamines de la deuxième fleur pollinisatrice.

2. Répétition d'une expérience pendant trois années

Il s'agit du mélange de pollen des deux variétés *R. 88* et *Stende 10* déposé sur les stigmates de ces deux parents. La variété *R. 88* est de formule génotypique $P^bP^bn^cn^c$; les fleurs sont blanches et le pollen bleu. *Stende 10* est de formule $p^bp^bN^cN^c$; les fleurs sont blanches mais les pétales sont à bords enroulés en dedans ce qui leur donne un aspect étoilé ; les étamines sont à anthères jaunes. Les fécondations ont été faites en 1961, 1963 et 1966.

a) *Comportement de la F_2.*

Le croisement *R. 88* × *Stende 10* a été réalisé deux fois : en 1958 et en 1964. La F_1 du premier croisement a été semée en juillet de la même année dans le but de gagner une génération. Les parents sont en effet très précoces et les plantes de la deuxième génération en plein champ mûrissent en octobre. La F_1 du deuxième croisement a été semée normalement au printemps. Il s'ensuit que les conditions climatiques au moment de la fécondation étaient bien différentes ce qui s'est traduit par un léger décalage dans l'intensité de la déviation des proportions de la F_2. Pour le semis normal (F_1 du croisement 1964) la proportion des phénotypes n^cn^c en F_2 a été de 12 p. 100. Cela représente un fort déficit par rapport à la proportion théorique de 25 p. 100. La sélection gamétophytique défavorisant les grains de pollen portant le gène n^c a été moins intense pour le croisement de 1958 : la proportion des phénotypes de la F_2 y a été de 16,8 p. 100. La différence est hautement significative (χ^2 d'hétérogénéité des deux disjonctions : 10,68).

b) *Comportement des fécondations avec le mélange des deux pollens.*

Le tableau 3 donne les proportions de grains de pollen porteurs du gène n^c arrivés à fécondation. Ces grains de pollen sont représentés par les plantes issues de ces fécondations. Le nombre total de descendances pour les trois années est de 3 592. Les styles de *R. 88* n'ont laissé pénétrer que 25,3 p. 100 de pollen n^c alors qu'il devait en passer théoriquement 50 p. 100. Les styles de *Stende 10* en ont laissé entrer 43,1 p. 100. Si l'on prend comme erreur le χ^2 d'hétérogénéité tiré du tableau 3, la proportion 43,1 p. 100 ne diffère pas significativement de 50 p. 100. Il n'en est pas de même de la différence 43,19 — 25,30 = 17,89 p. 100. On peut en conclure que les tubes polliniques de la variété *R. 88* ($P^bP^bn^cn^c$) progressent moins vite en autofécondation que dans le style d'une autre variété.

Ce résultat est confirmé par l'examen direct de la croissance *in situ* des tubes polliniques. Douze minutes après la fécondation, les styles sont coupés, fixés et colorés au vert-lumière après une digestion préalable à la pectinase. En autofécondation, les tubes polliniques de *R. 88* mesuraient 19 μ. Déposés sur les stigmates de *Stende 10*, les grains de pollen de *R. 88* avaient déjà, dans le même temps, des tubes de 45,7 μ en moyenne. La différence est significative au seuil de 5 p. 100.

Les chiffres du tableau 3 ont aussi été traités selon la méthode habituelle de l'analyse de la variance après une transformation angulaire des proportions. Le F pour 1 et 4 degrés de liberté a été de 12,01 alors que par la méthode des χ^2 il a été de 13,06. Le rapport F significatif au seuil de 5 p. 100 est de 7,71. La méthode des χ^2 est cependant préférable car elle pondère les pourcentages par les nombres sur lesquels ils sont basés.

TABLEAU 3

Action de l'année de la fécondation

Mélange de pollen R 88 + Stende 10 *mis à germer sur les styles de* R 88 *et* Stende 10

Année de la fécondation	Pollen mis à germer sur les styles de *R. 88*			Pollen mis à germer sur les styles de *Stende 10*		
	Total	Pollen fécond. n^C	Proport. n^C	Total	Pollen fécond. n^C	Proport. n^C
1961	294	52	0,176 9	591	291	0,492 4
1963	917	272	0,296 7	1 128	476	0,422 0
1966	378	78	0,206 3	284	98	0,345 1
Total	1 589	402		2 003	865	
Proportion moyenne			0,253 0			0,431 9

3. *Pollinisation d'une série de variétés par des mélanges de pollen*

Nous avons déjà mentionné que la variété *Wiera*, qui est à fleurs blanches du type n^C et les lignées tirées de cette variété, donnaient des disjonctions normales. Nous allons voir qu'en mélange aussi le pollen n^C de *Wiera* n'est pas défavorisé par rapport au pollen N^C d'autres variétés. Nous avons utilisé la Lignée 2 tirée de *Wiera*. Les pollinisations faites à Versailles en 1962 comprenaient quatre sortes de mélanges avec dépôts successifs :

Lignée (53-5) 1-3 (N^C) + Lignée 2 (n^C)
Stormont-Motley (N^C) + Lignée 2 (n^C)
Ottawa 829. C (N^C) + *R. 88* (n^C)
Hollandia (N^C) + *R. 88* (n^C)

Ces mélanges ont servi à polliniser les six variétés qui ont fourni le pollen plus la lignée *Verrières à graines jaunes*. Les résultats figurent dans les tableaux 4 et 5.

a) *Comportement du pollen* n^C *de la Lignée 2.*

En mélange avec le pollen N^C de la lignée (53-5) 1-3 ou de *Stormont-Motley*, 59,6 p. 100 des ovules ont été fécondés par le pollen n^C de la Lignée 2 sur un total de 1 490 ovules fécondés ayant donné une descendance. Cet excédent par rapport à 50 p. 100 n'est pas significatif si on le compare au χ_3^2 d'hétérogénéité tiré des données du tableau 4. On peut donc admettre que les tubes polliniques n^C de *Wiera* progressent au moins aussi bien que ceux du type N^C des deux autres variétés.

TABLEAU 4

Mélanges de pollen avec la variété n^c *Lignée 2. Année 1962*

Mélange de pollen	Variétés pollinisées	Total	Pollen féc. n^c	Proport. n^c
Lignée (53-5) 1-3 + Lignée 2	Lignée (53-5) 1-3 N^c	435	207	0,475 9
	Lignée 2 n^c	362	229	0,632 6
Stormont-Motley + Lignée 2	*Stormont-Motley* N^c	344	226	0,657 0
	Lignée 2 n^c	349	226	0,647 6
	Total	1 490	888	
	Proportion moyenne ..			0,596 0

TABLEAU 5

Mélanges de pollen avec la variété n^c R 88. *Année 1962*

Mélange de pollen	Variétés pollinisées	Total	Pollen féc. n^c	Proport. n^c
R. 88 + Ottawa 829 C	*R. 88* n^c	108	41	0,379 6
	Ottawa 8-9 C N^c	179	52	0,290 5
	Verrières à graines jaunes N^c	289	108	0,373 7
R. 88 + Hollandia	*R. 88* n^c	333	118	0,354 4
	Hollandia N^c	623	249	0,399 7
	Lignée (53-5) 1-3 N^c	325	141	0,433 8
	Stormont Motley N^c	241	88	0,365 1
	Lignée 2 n^c	213	117	0,549 3
	Total	2 311	914	
	Proportion moyenne ..			0,395 5

b) *Comportement du pollen* n^c *de la variété* R. 88.

Nous avons vu que les tubes polliniques de *R. 88* progressaient moins vite que ceux de *Stende 10* lorsque le mélange était déposé sur ses propres styles. Sur ceux de *Stende 10* par contre, la différence n'était pas significative. Dans la série de fécondations du tableau 5 (où ne figure pas *Stende 10*), le pouvoir fécondant du pollen de *R. 88* qu'il soit en mélange avec celui d'*Ottawa 829 C* ou avec celui de *Hollandia* a été régulièrement moindre que les fécondations résultant de l'autre pollen (aussi bien en autofécondation qu'en fécondation croisée) sauf peut-être lorsque les styles ayant reçu le pollen appartiennent à la Lignée 2 de *Wiera*. Il faudrait des répétitions pour s'assurer de cette dernière constatation. La proportion moyenne des grains de pollen de *R. 88* ayant fécondé des ovules a été de 39,55 p. 100. Ce pouvoir moindre de fécondation est significatif au seuil de 1 p. 100 si on le compare au χ_7^2 d'hétérogénéité de la série des huit pollinisations. Ceci est en accord avec les disjonctions fortement déviées des croisements de la variété n^c de *R. 88* avec des variétés N^c.

4. *Comparaison des expériences réalisées à Gembloux (Belgique) et à Versailles en 1966*

Deux séries parallèles de pollinisations ont été effectuées à Gembloux et à Versailles en 1966. Trois mélanges de pollen furent utilisés :

R. 88 (n^c) + *Stende 10* (N^c)
R. 88 (n^c) + *Hollandia* (N^c)
Lignées de *Wiera* (n^c) + *Stormont-Motley* (N^c)

Les deux derniers mélanges ont déjà été utilisés à Versailles en 1962.

a) *Mélange des pollens de* R. 88 *et de* Stende 10.

Il a été déposé sur les styles des quatre variétés : *R. 88* (n^c), *Stende 10* (N^c), *Hollandia* (N^c) et *Stormont-Motley* (N^c). Ces pollinisations ont donné une descendance de 1 841 plantes dont 662 seulement proviennent de la fécondation de l'ovule par le pollen de *R. 88* soit une proportion de 35,96 p. 100. Les résultats sont présentés dans le tableau 6. La sélection gamétophytique a été en moyenne moins intense à

TABLEAU 6

Expérience de fécondations avec le mélange de pollen R 88 + Stende 10 *mis sur les styles de diverses variétés et répétée à Gembloux* (1) *et à Versailles* (2)

Styles		Total	Pollen féc. n^C de *R 88*	Proport. n^C	Proport. moyenne
R. 88	1	78	40	0,512 8	
	2	378	78	0,206 3	
Somme		456	118		0,258 8
Stende 10	1	93	51	0,548 4	
	2	284	98	0,345 1	
Somme		377	149		0,395 2
Hollandia	1	113	47	0,415 9	
	2	210	70	0,333 3	
Somme		323	117		0,362 2
Stormont-Motley	1	282	102	0,361 7	
	2	403	176	0,436 7	
Somme		685	278		0,405 8
Total	1	566	240		0,424 0
	2	1 275	422		0,331 0
Somme		1 841	662		0,359 6

Gembloux qu'à Versailles : 42,4 p. 100 de pollen n^C arrivé à fécondation à Gembloux contre 33,1 p. 100 à Versailles ; mais cette différence n'est pas significative. Par contre, la proportion moyenne 35,96 p. 100 diffère significativement de 50 p. 100. Les différences de sélection gamétophytique selon les styles ne sont pas significatives.

b) *Mélange de pollens de* R. 88 *et de* Hollandia.

Seuls les styles des deux parents *R. 88* et *Hollandia* ont été utilisés. Ces pollinisations ont été faites en 1966 à Gembloux et à Versailles, et en 1962 à Versailles seulement. Les résultats figurent dans le tableau 7. La proportion moyenne de grains de pollen de *R. 88* arrivés à fécondation est de 40,27 p. 100. Ce déficit est significatif au seuil de 5 p. 100. Le déficit est légèrement plus accentué en 1962 qu'en 1966 mais il n'y a pas de différence entre Gembloux et Versailles. La moins bonne germination du pollen de *R. 88* en autofécondation n'est pas significative.

TABLEAU 7

Fécondations avec le mélange de pollen R 88 + Hollandia

Date et lieu de la fécondation	Styles de la variété *R. 88*			Styles de la variété *Hollandia*			Somme des deux variétés		
	Total	n^C	Proport.	Total	n^C	Proport.	Total	n^C	Proport.
1966 Gembloux	156	43	0,275 6	448	208	0,464 3	604	251	0,415 6
1966 Versailles.....	157	82	0,522 3	441	169	0,383 2	598	251	0,419 7
1962 Versailles.....	333	118	0,354 4	523	249	0,399 7	956	367	0,383 9
	646	243	0,376 2	1 512	626	0,414 0	2 158	869	0,402 7

c) *Mélange de pollen de lignées de* Wiera *et de* Stormont-Motley.

Ce mélange de pollen a été déposé sur les styles des lignées de *Wiera* et de *Stormont Motley*. L'expérience a été réalisée en 1962 à Versailles et en 1966 à Versailles et à Gembloux. Le comportement totalement différent du pollen n^C de *Wiera* par rapport à celui de *R88* se confirme à nouveau. On voit dans le tableau 8 que la pro-

TABLEAU 8

Fécondations avec le mélange de pollen Lignée de Wiera + Stormont-Motley

Date et lieu de la fécondation	Styles de la lignée de *Wiera*			Styles de *Stormont-Motley*			Somme des deux variétés		
	Total	n^C	Proport.	Total	n^C	Proport.	Total	n^C	Proport.
1966 Gembloux	105	58	0,552 4	53	39	0,735 8	158	97	0,613 9
1966 Versailles.....	18	15	0,833 3	92	51	0,554 3	110	66	0,600 0
1962 Versailles.....	349	226	0,647 6	344	226	0,657 0	693	452	0,652 2
	472	299	0,633 5	489	316	0,646 2	961	615	0,640 0

portion des grains de pollen de *Wiera* ayant achevé la fécondation y est de 64 p. 100. Comme cet excédent par rapport à 50 p. 100 est hautement significatif on peut admettre que les tubes polliniques de *Wiera* s'allongent plus rapidement que ceux de *Stormont-Motley*. Cet excédent est le même à Versailles et à Gembloux en 1966.

La F_2 du croisement « Lignée de *Wiera* × *Stormont-Motley* » donne pourtant une disjonction normale ; on n'observe pas d'excédent des phénotypes $n^C n^C$ puisque leur proportion a été de 25,64 p. 100 pour un total de 1 338 plantes en F_2. Des expériences qui feront l'objet d'une autre publication montrent que le mélange de pollen N^c et n^c issu d'une F_1 ne se comporte pas toujours de la même façon que le mélange obtenu par prélèvement du pollen des parents. Dans le cas d'un déficit n^c, celui-ci est généralement plus fort quand le mélange des deux allèles est celui d'une F_1.

Dans le cas présent, il s'agit d'un excédent n^c lorsque le mélange est obtenu par prélèvement du pollen des parents ; cet excédent est diminué lorsque le mélange des allèles N^C et n^C est celui d'une F_1.

CONCLUSION — DISCUSSION

Pour déterminer le niveau où s'opère la sélection, une étude non encore publiée, sur la méiose dans les microsporocytes, a été entreprise. Elle a révélé qu'elle s'effectue normalement, ce qui permet de supposer que les allèles en disjonction sont répartis en proportion normale dans les spores. Pour n couples d'allèles à disjonction normale, les croisements récurrents donnent les proportions égales de $1/2^n$ des 2^n phénotypes de la descendance. La méiose est donc normale pour les chromosomes qui portent ces allèles.

Comme les grains de pollen sont bien constitués et à bonne germination on peut penser que les causes provoquant les déviations des chiffres théoriques en F_2 n'interviennent qu'après le dépôt du pollen sur les stigmates. Des examens de tubes polliniques colorés dans les styles indiquent que leur vitesse d'allongement diffère selon les combinaisons de croisement. Les styles peuvent donc sélectionner les gamètes destinés à féconder les ovules.

D'après des travaux personnels qui seront publiés plus tard, ce n'est pas le gène n^C agissant sur la couleur de la fleur qui détermine la sélection mais un autre facteur qui lui est lié. Il y a en effet des renversements de déviation dans les générations qui suivent la F_2. Il est difficile de savoir si ce « facteur gamétophytique » est un ancien gène d'auto-incompatibilité atténué par l'action de gènes secondaires (Lewis, 1954) ou un gène semi-létal nuisible à l'organisme éliminé à la faveur d'un croisement (Reimann-Philipp, 1962).

Généralement, dans un système d'auto-incompatibilité, les grains de pollen incompatibles déposés sur les stigmates ne germent pas ou, s'ils germent, le tube pollinique ne s'allonge que très lentement. Cependant, par autofécondation forcée il arrive que les plantes donnent quand même quelques graines. On peut alors par sélection restituer petit à petit l'autofertilité. La pratique d'homogénéiser les variétés et même de les multiplier à partir d'une plante unique doit émousser les systèmes d'incompatibilité. Lewis (1954) cite les travaux de Mather et de Winton (1941)

mettant en évidence chez *Primula sinensis* l'existence d'un gène majeur d'auto-incompatibilité qui fonctionne sous la dépendance d'un complexe polygénique. La sélection effectuée par les horticulteurs en autofécondant ces primevères qui sont rarement tout à fait auto-stériles a réduit graduellement le degré d'incompatibilité durant les cent dernières années.

Le Lin cultivé est bien une plante autogame mais il est possible que dans son mode de reproduction ancestral la plante était allogame. Les lignées de Lin hétérozygotes qui présentent dans leur descendance une forte déviation des proportions de la disjonction ont aussi une propension marquée aux hybridations naturelles. On peut alors par sélection restaurer l'allogamie.

Il se peut que le facteur gamétophytique lié au locus de n^c soit un gène d'incompatibilité à action atténuée. Mais il y a chez le Lin un gène, défavorisé en sélection gamétophytique femelle, qui est un semi-létal. C'est le gène p^b de *Stende 10* ($p^b p^b N^c N^c$) qui, tout en supprimant la pigmentation générale, déforme les pétales, diminue la vigueur de la plante et augmente la stérilité capsulaire. Au contraire du facteur gamétophytique lié à n^c, le gène p^b n'est pas défavorisé dans le pollen mais seulement dans la compétition pour la constitution du sac embryonnaire. Il y a en effet plusieurs mégaspores fonctionnelles dans l'ovule du Lin. Ce phénomène a été étudié par KAPPERT en 1935 et confirmé par des travaux personnels en cours.

Les travaux de REIMANN-PHILIPP (1962) ont mis en évidence un gène de létalité chez le Pétunia qui diminue les chances de fécondation du pollen qui le porte. Chez la Souris, CATTANACH (1962) observa que les femelles X_0 (auxquelles il manque un chromosome X) donnent dans leur descendance un fort déficit de souris X_0 qui n'est pas dû à une mortalité embryonnaire. L'explication la plus probable est que les génomes dépourvus du chromosome X sont expulsés préférentiellement dans les corpuscules polaires lors de la méiose dans les oocytes de sorte que la plupart des ovules portent un chromosome X. Les organismes disposent ainsi d'un mécanisme permettant d'épurer leur génotype sans passer par la dure loi de la survivance du plus apte au sens de Darwin.

Cette dernière explication est particulièrement intéressante car elle dévoilerait, si elle est exacte, un mécanisme d'évolution dont on ne connaissait pas l'existence. Ce ne serait pas uniquement le milieu extérieur qui dirigerait, par le mécanisme de la survivance du plus apte, l'évolution dans la nature. Un organisme, tout en étant et restant adapté au milieu, peut continuer à évoluer en exerçant un choix sur les gamètes qui participeront à la fécondation.

Reçu pour publication en août 1968.

SUMMARY

FERTILIZATION WITH POLLEN MIXTURES AS A METHOD OF STUDYING GAMETOPHYTIC SELECTION IN THE STYLES OF CULTIVATED FLAX

Fertilization with pollen mixtures has been carried out over several years at Versailles, and in 1966 two parallel series were performed at Versailles and at Gembloux. The *R 88* grains of pollen were less favourably placed in the competition for fertilization. The slower elongation of the pollen tube is more marked in self-fertilization than in cross-fertilization. This selection is due to a gametophytic factor linked to the n^c gene which determines the white colour of the flower. The *Wiera*

strains which also have white flowers of the n^c type do not possess this gametophytic factor, for their pollen germinates as well if not better than the pollen of the blue-flowered varieties of flax with which it was mixed.

The accuracy of the mixing method used in this work does not reveal differences in proportion of less than 10 per 100. For this reason it is not possible to decide whether the styles of the different varieties used all have the same unfavourable effects (leaving aside self-fertilization) on the pollen grains of the *R 88* variety. This accuracy can be increased by repeating the operation several times, since environmental conditions influence the intensity of the competition between the pollen grains.

It is difficult to know whether the gametophytic factor is a old self-incompatibility gene weakened by the action of secondary genes, or a semi-lethal gene which is harmful to the organism and which the plant tries to eliminate when a cross pollination occurs. In the latter case the organism would be capable of purifying its genotype itself by selecting the gametes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLARD R. W., 1963. An additional gametophyte factor in the Lima bean. *Züchter*, **33**, 212-216.

BATEMAN N., 1960 *a*. High frequency of a lethal gene (*l^e*) in a laboratory stock of mice. *Genet. Res.*, **1**, 214-225.

BATEMAN N., 1960 *b*. Selective fertilization at the T locus of the Mouse. *Genet. Res.*, **1**, 226-238.

CATTANACH B. M., 1962. X_0 mice. *Genet. Res.*, **3**, 487-490.

DAVIS D. R., WALL E. T., 1961. The effect of Gamma irradiation on the sex ratio of *Melandrinm species Heredity*, **16**, 131-143.

DOLLINGER E. J., 1961. Differential fertilization involving chromosome 6 loci in Maize. *Crop Sci.*, **1**, 432-436.

GEVAUDAN M. A., 1959. Mégasporogenèse et différenciation du sac embryonnaire chez *Linum usitatissimum* L. *Rev. gén. Bot.*, **66**, 53-76.

HARTE C., 1961. Untersuchungen über die Gonenkonkurrenz bei *Œnothera* unter Verwendung der Testloci *fr, s* und *de*. *Z. Vererb. Lehre*, **92**, 142-164.

KACZMAREK A., 1962. Étude des antigènes des érythrocytes chez les porcs de Zlotniki et essai d'élucidation de leur transmission héréditaire. *Rocz. Nauk. Rolnicz.*, **79**, 375-391.

KAICHIRO YASSAGISAWA, DUNN L. C., BENNET D., 1961. On the mechanism of abnormal transmission ratios at T locus in the house mouse. *Genetics*, **46**, 1635-1644.

KAPPERT H., 1935. Über den Rezessivenausfall in den Kreuzungen gewissen blau und weissblühenden Leinsippen. *Z. Vererb. Lehre*, **70**, 73-95.

LEWIS D., 1954. Comparative Incompatibility in Angiosperms and Fungi. *Adv. Genetics*, **6**, 235-283.

LOEGERING W. Q., SEARS E. R., 1963. Distorted inheritance of stem-rust resistance of Timstein wheat caused by a pollen killing gene. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **5**, 65-72.

LONGLEY A. E., 1961. A gametophyte factor on chromosome 5 of Corn. *Genetics*, **46**, 641-647.

LUIG N. H., 1960. Differential Transmission of gametes in Wheat. *Nature*, **185**, 636-637.

MAGUIRE H. M., 1963. High transmission frequency of a *Tripsacum* chromosome in Corn. *Genetics*, **48**, 1185-1194.

MATHER K., 1946. *Statistical analysis in Biology*. Methuen. London, 267 p.

MÉRAT P., 1962. Ségrégation anormale pour les allèles « crête simple » et « crête en rose » chez la poule. I Croisement mâle *Rr* × femelle *rr*. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **2**, 109-117.

MÉRAT P., 1963. Ségrégation anormale pour les allèles « crête simple » et « crête en rose » chez la poule. III. Croisement mâle *Rr* × femelle *Rr*. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **3**, 125-131.

NYQUIST W. E., 1962. Differential fertilization in the inheritance of stem rust resistance in hybrids involving a common wheat strain derived from *Triticum Timopheevi*. *Genetics*, **47**, 1109-1121.

PLONKA F., ANSELME C., 1956. *Les variétés de Lin et leurs principales maladies*, 179 p., I. N. R. A., Paris.

REIMANN-PHILIPP R., 1962. Untersuchungen über die Vererbung des grandiflora-Merkmals bei *Petunia* × *hybrida* VILM. *Z. Planzenzücht.*, **48**, 141-176.

SNEDECOR G. W., 1946. *Statistical Methods*, 485 p. The Iowa state college press, Ames.

TABATA M., 1961. Studies of a gametophyte factor in Barley. *Jap. J. Genet.*, **36**, 157-167.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (3), 275-286.

MORPHOLOGIE, MÉIOSE ET FERTILITÉS DES HYBRIDES TRIPLOÏDES RÉALISÉS ENTRE *LOLIUM PERENNE* L. ET *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.. COMPARAISON AVEC *FESTUCA LOLIACEA* CURT.

S. ESSAD

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Cette étude a pour objectif principal de mettre en évidence les caractéristiques morphologiques, méïotiques et de fertilité des hybrides F_1 $3n$ LFF et FLL entre *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* HUDS en vue :

1° d'établir une comparaison avec les hybrides naturels déjà décrits ;

2° d'obtenir de nouvelles indications sur les mécanismes d'isolement de ces deux espèces.

INTRODUCTION

Lolium perenne L. et *Festuca pratensis* HUDS. sont deux espèces diploïdes à $2n = 14$ chromosomes. Leur hybride naturel, désigné sous le nom de *Festuca loliacea* CURT. présente des caractéristiques variables. En particulier, son nombre de chromosomes est très fréquemment triploïde. On a donc cherché à expliquer cette anomalie. Trois hypothèses avaient été avancées :

1. La formation de gamètes non réduits par les hybrides F_1 étant apparemment fréquente, les *Festuca loliacea* $3n$ seraient en réalité des descendants de rétrocroisement, c'est-à-dire des R_1 (PETO, 1933 ; ESSAD, 1962 ; WIT, 1964) ;

2. La réduction de fréquence des trivalents à la méiose et la constance du nombre triploïde exact de chromosomes ($3n = 21$) en feraient par contre des hybrides F_1 (JENKIN, 1955 ; WHITTINGTON et HILL, 1961) ;

3. Pour expliquer l'abondance relative de ces formes $3n$ hybrides JENKIN (l. c.) a supposé l'existence d'une espèce $4x$ inconnue ou d'un phénomène fréquent de double fécondation.

La première hypothèse paraissait fort probable devant l'ensemble des faits connus en 1962, notamment l'abondance des R_1 expérimentales triploïdes (ESSAD *l. c.*). La deuxième hypothèse fondée sur un très petit nombre d'observations, notamment en matière de méiose, soulevait en effet aussi des difficultés quant à l'origine d'une proportion suffisante de gamètes *2n*, aucune forme *4n* naturelle n'ayant été signalée qui ressemble suffisamment à *Lolium perenne* ou à *Festuca pratensis* pour donner avec l'autre espèce *2n* des hybrides correspondant au *Festuca loliacea*. Les formes de *Festuca arundinacea* L., très proches de *Festuca pratensis* HUDS. et parfois *4x*, présentent des oreillettes ciliées qui, au moins chez les formes habituelles *6x*, sont dominantes en croisement avec *Lolium perenne* et n'existent pas chez *Festuca loliacea*. Il faut noter néanmoins que la troisième hypothèse permettait éventuellement aussi de justifier le désaccord des observations faites sur les méioses *3n* des *Festuca loliacea* chez lesquels on constate un appariement préférentiel (PETO, *l. c.*, THOMAS 1937; GAGNIEU et BRAUN, 1961) et des observations faites sur les méioses des hybrides F_1 *4n Lolium perenne* × *Festuca pratensis* (ESSAD, 1956, 1962) qui n'avaient pas permis de conclure à une différenciation fonctionnelle notable des génomes des deux espèces.

WIT (1964) a par ailleurs distingué deux formes triploïdes de *Festuca loliacea* : une forme dite « loloïde », proche de *Lolium*, et une forme dite « festucoïde », proche de *Festuca*. L'analyse morphologique et cytogénétique approfondie de cette seule forme festucoïde à partir de deux populations d'origines nettement distinctes nous a conduit à ne retenir que la deuxième hypothèse (ESSAD, 1966) sous réserve d'un contrôle expérimental qui constitue l'objet du présent travail. Outre ce contrôle d'hypothèses concernant l'origine des hybrides naturels *3n*, l'étude de ces hybrides contrôlés doit aussi permettre de préciser certaines observations originales du travail précédent, qui sont en relation probable avec les mécanismes d'isolement des deux espèces.

Signalons en outre que le travail de AHLOOWALIA (1965), publié pendant l'impression de notre précédente publication, apporte à celle-ci des confirmations intéressantes, notamment sur l'existence de bivalents composites et de quadrivalents chez les hybrides naturels *3n* en liaison avec des remaniements visibles au pachytène sur du matériel diploïde.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

La désignation des hybrides F_1 *3n* par LFF et FLL permet de connaître par la position des lettres l'origine mâle et femelle (celle-ci étant conventionnellement placée en tête) de chaque plante considérée et par le nombre des lettres L ou F le nombre de génomes constitutifs de chaque espèce parente, L étant pris pour *Lolium perenne* et F pour *Festuca pratensis*.

LFF indique donc des hybrides F_1 *3n* obtenus sur un *Lolium perenne 2n, L 13*, déjà employé par ailleurs (ESSAD, 1964), castré et pollinisé par diverses *Festuca pratensis 4n* obtenues dans la variété *Naïade* et aimablement fournies par M. JOUANNIC des Établissements Lafite à Reims.

FLL correspond à des hybrides F_1 *3n* obtenus sur *Festuca pratensis 2n*, N_{II}-(2)-26 (issue de *Naïade*), non castrée, et pollinisée par *Lolium perenne 4n*. Dans ce cas l'identification des plantes hybrides parmi l'ensemble des plantes récoltées a été effectuée par sélection morphologique complétée par un contrôle cytologique.

Par ailleurs, l'ensemble des techniques de travail et des méthodes de comparaisons sont conformes à celles qui sont présentées dans nos publications antérieures, notamment 1962 et 1966.

II. — RÉSULTATS OBTENUS

A. — *Morphologie*

Les tableaux 1 et 2 récapitulent l'ensemble des observations faites sur les hybrides 3*n* contrôlés, comparativement aux hybrides naturels 3*n* festucoïdes et aux autres catégories d'hybrides 3*n* contrôlés dont l'étude avait été effectuée précédemment (ESSAD, 1966).

TABLEAU 1

Caractères de type qualitatifs

	R_1F 3*n**	Hybrides naturels 3*n* festucoïdes*	LFF	FLL	R_1L 3*n**
Nombre de plantes observées	1 plante	12 plantes	16 plantes	5 plantes	17 plantes
Section du rachis	T	T	15 (T), 1 (R)	2 (T), 3 (R)	R
Glume sur fleurs	< 1	9 (< 1), 3 (= 1)	< 1	3 (= 1), 2 (≥ 2)	6 (≥ 2), 11 (= 1)
Pédonculation des épillets	+	+	+	2 (+), 3 (—)	2 (+), 15 (—)
Ramification des inflorescences	+	6 (+), 6 (—)	8 (+), 8 (—)	3 (+), 2 (—)	7 (—), 6 (±), 4 (+)
Glume inférieure	+	+	+	+	6 (—), 7 (±), 4 (+)
Déhiscence des étamines	—	—	—	+	11 (—), 1 (±), 5 (+)

* Cf. ESSAD, 1966, tableau 1, p. 10.

TABLEAU 2

Caractères quantitatifs

	n	lF/Gl		G/Gl		d. épillets	
		$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x
Hybrides naturels 3*n* festucoïdes*	12	1,200	0,174	30,06	4,68	1,55	0,11
LFF	16	1,157	0,176	24,27	2,75	1,43	0,12
R_1F 3*n**	1	1,008	—	17,18	—	1,25	—
FLL	5	0,959	0,151	17,36	2,84	1,40	0,21
R_1L 3*n**	17	0,846	0,121	18,76	2,11	1,33	0,14

* Cf. ESSAD, 1966, tableau 2, p. 11.

La distinction des hybrides LFF et FLL est particulièrement nette sur la base des caractères de déhiscence des étamines, de nombre de fleurs couvertes par les glumes supérieures (glume sur fleurs) et de *l*F/G*l*. La comparaison de l'ensemble des catégories ici représentées peut alors s'effectuer sur la base préférentielle de ces trois caractères auxquels on peut ajouter l'ensemble des autres caractères de type qualitatif pour la catégorie R_1L 3*n* qui est incontestablement à la fois la plus variable et la plus proche du parent *Lolium perenne*. Il peut être intéressant de noter aussi que le caractère quantitatif simple qui intervient le plus efficacement pour différencier l'ensemble des types est la longueur de glume.

FIG. 1. — *Métaphase I avec 2 trivalents, 5 bivalents et 5 univalents* (FLL 2) × 2 000

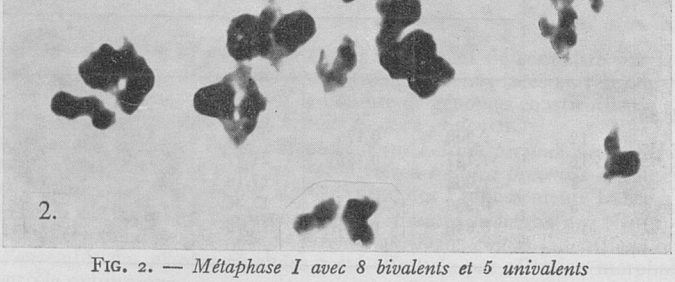


FIG. 2. — *Métaphase I avec 8 bivalents et 5 univalents*
Le bivalent composite est situé à l'extrême droite : seul bivalent droit et constituants morphologiquement différents (LFF 3) × 2 000

TABLEAU 3

Méioses et fertilités

Matériel étudié	Nombre MI analysées	*p*	*lca*	I physiol.	II + I	III		Associations composites		Nombre AI analysées	Traînards p. cell.	Fertilité pollinique p. 100	Plantules p. 100 épillets
						total	en anneau	II	IV				
Espèces parentes 3n													
L. per. L 29)-5-2	50	0,97	0,96	0	0,64	6,36	0,040	0	0	50	0,80	88	197
L 29)-5-3	40	0,96	0,99	0	0,92	6,07	0,025	0	0	55	1,00	81	—
F. prat. M 115)-18-5	40	0,91	0,94	0	1,95	5,05	0	0	0	26	0,58	70	2,5
M 115)-18-8	40	0,90	0,89	0	2,17	4,82	0,050	0	0	50	1,24	31	—
M 115)-18-2	30	0,88	0,88	0	2,47	4,53	0,033	0	0	55	0,51	82	107
M 115)-18-3	35	0,86	0,84	0,170	2,77	4,17	0	0	0	36	0,61	81	99
M 115)-18-12	24	0,72	0,80	2,500	3,29	2,87	0	0	0	65	1,37	15	—
Moyennes	—	*0,89*	*0,90*	*0,381*	*2,03*	*4,84*	*0,021*	*0*	*0*	—	*0,87*	*64,0*	*101,39*
Hybrides contrôlés 3n													
LFF 3	40	0,77	0,90	0,225	4,82	2,10	0	0,075	0	38	2,87	0	0,51
LFF 12	40	0,77	0,95	0,075	4,72	2,20	0	0	0,025	1	4,00*	0	0
LFF 2	40	0,76	0,90	0,075	5,00	1,97	0	0	0	29	4,62	0	0,40
LFF 6	40	0,76	0,91	0,175	5,07	1,80	0	0,050	0,050	0	—	0	0,36
LFF 10	40	0,75	0,96	0	5,30	1,70	0,025	0	0	30	3,50	0	0,26
LFF 1	40	0,74	0,95	0,300	5,65	1,75	0,025	0,025	0	0	—	0	0
LFF 5	40	0,74	0,88	0,075	5,45	1,52	0,025	0	0	56	3,73	0	0
LFF 8	40	0,74	0,92	0,075	5,32	1,65	0,025	0	0	7	4,43*	0	0,17
LFF 4	31	0,72	0,93	0,097	5,71	1,26	0	0	0	0	—	0	0,68
Moyennes	—	*0,75*	*0,92*	*0,122*	*5,23*	*1,77*	*0,011*	*0,017*	*0,008*	—	*3,68*	0	*0,26*
FLL 4	40	0,80	0,78	0,075	4,20	2,75	0	0,025	0,025	30	4,50	25	—
FLL 5	40	0,79	0,82	0,150	4,25	2,70	0	0	0	0	—	28	—
FLL 1	40	0,78	0,88	0,200	4,47	2,42	0,025	0	0,025	50	4,40	23	43
FLL 2	40	0,76	0,86	0,225	4,87	2,02	0	0	0,025	42	5,19	50	—
Moyennes.	—	*0,78*	*0,83*	*0,162*	*4,45*	*2,47*	*0,006*	*0,006*	*0,019*	—	*4,70*	*31,50*	*(43)*
Hybrides naturels 3*n* (12 plantes)		0,76	0,87	0,04	4,92	2,02	0	0,016	0,007	—	2,99	0	0,25
R_1F 3*n* (1 plante)		0,69	0,71	4,07	2,43	3,21	0	0	0	# 0	—	2	0
R_1L 3*n* (8 plantes)		0,83	0,82	0,31	3,19	3,67	0	0,013	0,008	—	3,35	9	2,96

*. Valeurs non utilisées dans le calcul de la moyenne des LFF

N. B. : Les valeurs obtenues pour les hybrides naturels 3*n*, la R_1F 3*n* et les R_1L 3*n* ont été tirées de ESSAD (1966, tableau 5, p. 18-19).

On aboutit ainsi nécessairement à la conclusion d'une absence de différence morphologique réelle entre R_1F $3n$ (1 seule plante), hybrides naturels $3n$ festucoïdes et hybrides $3n$ LFF. En complément il apparaît aussi que FLL et R_1L $3n$ se différencient nettement par trois caractères seulement. La variabilité extrême de la R_1L $3n$ en ce qui concerne la présence d'une glume inférieure et la déhiscence des étamines s'oppose à la stabilité de ces mêmes caractères chez FLL. Et la situation s'inverse pour le caractère de section du rachis qui se présente toujours sous sa forme *Lolium* chez les R_1L $3n$. Le comportement de ces trois caractères semble plaider en faveur d'une possibilité de généralisation de ces résultats limités.

B. — *Méioses et fertilités*

Le tableau 3 qui récapitule l'ensemble des observations effectuées vient en complément du tableau 5 de la publication précédente (ESSAD, 1966).

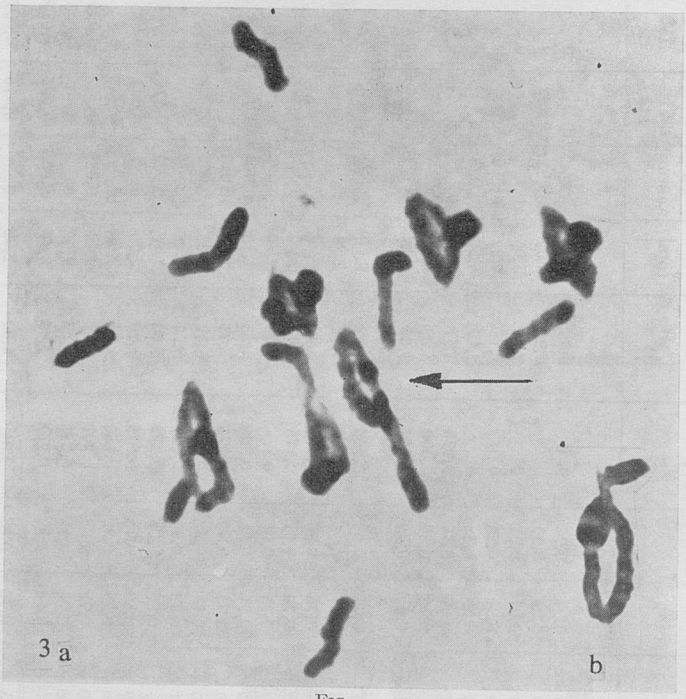


FIG. 3

a. — Métaphase I avec 1 quadrivalent (composite), *2 trivalents, 3 bivalents, 5 univalents*
b. — Quadrivalent isolé d'une autre cellule-mère de pollen de la même plante (LFF 12) × 2 000

Quelques différences de comportement méiotique apparaissent entre LFF et FLL mais elles peuvent être dues autant à l'échantillonnage qu'à des causes fondamentales. Par contre, les fertilités, tant mâles que femelles, différencient catégoriquement les deux familles de plantes. On retrouve dans les deux catégories d'hybrides $3n$ les associations composites déjà notées chez les hybrides naturels. Par ailleurs, les espèces parentes $3n$ (qui sont représentées maintenant par 7 individus au lieu de 3)

ne sont plus la seule catégorie de plantes à présenter des trivalents en anneau : cette anomalie se retrouve aussi dans les FLL et LFF.

Les relations qui unissent pour chaque plante les paramètres *p* (fréquences d'association) et *lca* (liaisons par chromosome associé) (ESSAD, 1966, graph. 4) ont aussi été recherchées pour ces hybrides F_1 3*n* LFF et FLL par l'établissement de la figure 4. On y retrouve nettement les mêmes caractéristiques que celles des hybrides naturels 3*n* : faible dispersion des valeurs de *p* autour d'une moyenne faible (0,75), dispersion des valeurs de *lca* et valeurs moyennes comparables à celle des parents, indépendance apparente de ces deux paramètres.

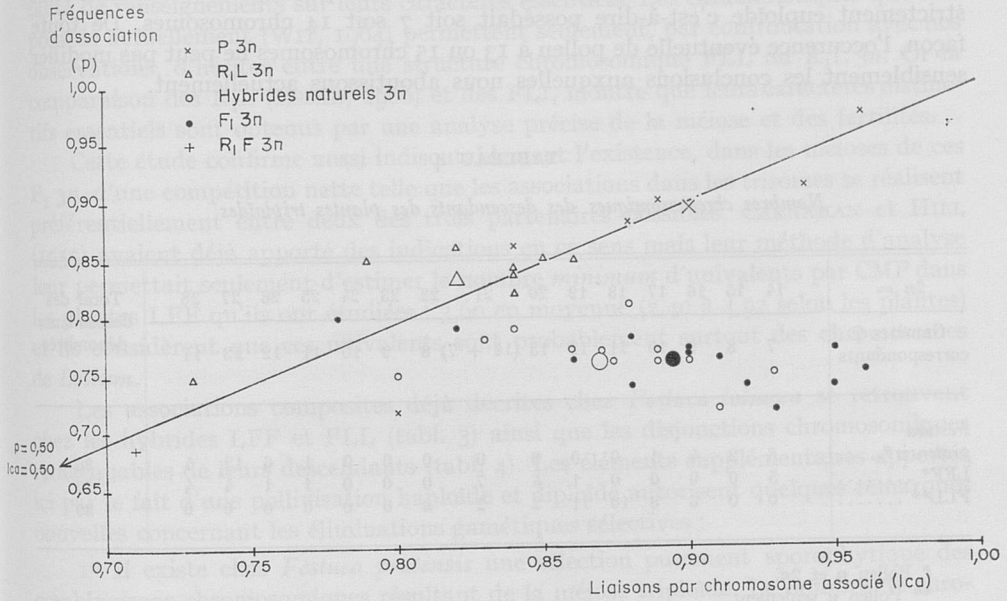


FIG. 4. — *Relations entre la fréquence d'association* p, *des chromosomes et la liaison par chromosome associé*, lca, *pour l'ensemble des plantes triploïdes étudiées*

En ce qui concerne les fertilités, les indications du tableau 3 se passent de commentaires. Nous indiquerons seulement ici un résultat remarquable obtenu lors de nos croisements initiaux : pour 811 fleurs castrées du *Lolium perenne* 2*n* *L13* pollinisé par diverses *Festuca pratensis* 4*n*, nous avons obtenu 62,8 p. 100 de caryopses bien formés qui ont donné 79 p. 100 de germinations ; ceci correspond au rendement global exceptionnel de 49,6 plantules vigoureuses pour 100 fleurs. C'est une confirmation incontestable des résultats de WIT (1959) concernant la fertilité des croisements réalisables entre *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*, selon toutes les combinaisons entre formes 2*n*, 3*n* et 4*n*.

La méthode employée pour obtenir les hybrides FLL ne permet pas de donner de précisions sur la fertilité de ce sens du croisement.

C. — *Nombres chromosomiques de la descendance*

Les résultats obtenus à ce niveau de l'analyse sont encore peu nombreux en raison de la faible fertilité des plantes triploïdes analysées ici. Néanmoins les éléments actuellement acquis présentent un intérêt certain qui justifie, nous semble-t-il, leur publication (tabl. 4).

Il faut tout d'abord noter que *Festuca pratensis* 3*n* et LFF se sont trouvées pollinisées librement dans une pépinière qui renferme des plantes 2*n* et 4*n* de chaque espèce parente ainsi que des amphidiploïdes. Par contre les triploïdes FLL ont été isolés de telle sorte qu'elles n'ont reçu que du pollen de *Lolium perenne* 2*n*. Par ailleurs, on peut, sans grand risque d'erreur, admettre que le pollen fécondant était strictement euploïde c'est-à-dire possédait soit 7 soit 14 chromosomes. De toute façon, l'occurence éventuelle de pollen à 13 ou 15 chromosomes ne peut pas modifier sensiblement les conclusions auxquelles nous aboutissons actuellement.

TABLEAU 4

Nombres chromosomiques des descendants des plantes triploïdes

2*n* =	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	Total des descendants dénombrés
Gamètes ♀ correspondants	7	8	9	10	11	12	13	(14 + 7)	8	9	10	11	12	13	14	
*Festuca pratensis**	6	2	4	1	0	0	0	0	0	0	0	1	6	12	4	36
LFF*	5	0	0	0	0	1	4	7	0	0	0	1	1	4	4	27
FLL**	0	0	6	8	10	11	2	2	0	0	0	0	0	0	0	39

* Pollen *n* et 2*n*.
** Pollen *n* seulement.
Explications dans le texte p. 282 et 283.

Chez *Festuca pratensis* les gamètes ♀ ayant donné naissance à des descendants renfermaient : 7 à 10 chromosomes en association avec un pollen haploïde, 11 à 14 chromosomes si le pollen était diploïde.

Chez LFF, quel que soit le type du pollen fécondant on peut admettre que les gamètes ♀ ayant donné naissance à des descendants avaient soit 7 chromosomes, soit un nombre compris entre 11 et 14 chromosomes.

Chez FLL, avec le seul pollen haploïde, les nombres de chromosomes des gamètes ♀ exprimés dans la descendance étaient compris entre 9 et 14 selon une courbe de distribution particulièrement aplatie.

III. — DISCUSSION

L'ensemble des résultats acquis confirme totalement l'identité présumée des *Festuca loliacea* festucoïdes : caractères morphologiques, fertilités mâles et femelles, méioses, sont parfaitement concordants avec la structure LFF. Les différences constatées sont faibles et correspondent à la variation susceptible d'exister dans les populations étudiées.

Par contre, l'identité génétique des *Festuca loliacea* loloïdes ne peut être définie faute de renseignements sur leurs caractères essentiels. Les caractéristiques que l'on possède actuellement (Wit, 1964) permettent seulement, par confrontation avec nos observations, d'hésiter entre une structure chromosomique FLL ou R_1L $3n$. Or la comparaison des R_1L (Essad, 1966) et des FLL montre que leurs caractères distinctifs essentiels sont obtenus par une analyse précise de la méiose et des fertilités.

Cette étude confirme aussi indiscutablement l'existence, dans les méioses de ces F_1 $3n$, d'une compétition nette telle que les associations dans les trisomes se réalisent préférentiellement entre deux des trois partenaires possibles. Carnahan et Hill (1955) avaient déjà apporté des indications en ce sens mais leur méthode d'analyse leur permettait seulement d'estimer le nombre *minimum* d'univalents par CMP dans les plantes LFF qu'ils ont étudiées : 3,66 en moyenne (2,40 à 4,92 selon les plantes) et ils considèrent que ces univalents sont probablement surtout des chromosomes de *Lolium*.

Les associations composites déjà décrites chez *Festuca loliacea* se retrouvent chez les hybrides LFF et FLL (tabl. 3) ainsi que les disjonctions chromosomiques remarquables de leurs descendants (tabl. 4). Les éléments supplémentaires apportés ici par le fait d'une pollinisation haploïde et diploïde autorisent quelques remarques nouvelles concernant les éliminations gamétiques sélectives :

1° Il existe chez *Festuca pratensis* une sélection purement sporophytique des combinaisons chromosomiques résultant de la méiose triploïde. Le nombre de chromosomes apportés par le gamète femelle est étroitement lié au nombre de chromosomes apportés par le gamète mâle : selon que celui-ci est haploïde ou diploïde les garnitures apportées par la femelle sont respectivement de 7 à 10 ou de 11 à 14 chromosomes. La sélection gamétophytique est cependant susceptible d'intervenir en déterminant, dans une certaine mesure, les fréquences des différents nombres de chromosomes des gamétophytes femelles de par l'aspect qualitatif de ces garnitures.

2° Dans les LFF la sélection paraît être essentiellement gamétophytique puisqu'on retrouve les mêmes distributions chromosomiques des gamètes femelles, que l'apport mâle soit haploïde ou diploïde. Il faut en effet considérer que les descendants à $2n = 21$ peuvent aussi bien provenir de 7 chromosomes ♀ et 14 chromosomes ♂ que de la situation réciproque. On voit alors apparaître une distribution telle que

		7	8	9	10	11	12	13	14
Gamètes ♀ à n =									
Gamètes ♂ à n =	7	5	0	0	0	0	1	4	(3)
	14	(4)	0	0	0	1	1	4	4
Total		(9)	0	0	0	1	2	8	(7)

Cette distribution est parfaitement superposable à celle que nous avions obtenue pour *Festuca loliacea* (ESSAD, 1966, graph. 6, p. 25) sauf en ce qui concerne les gamètes ♀ à $n = 7$. Ceux-ci ne sont apparus que dans la descendance des LFF expérimentaux où 27 plantes ont pu être obtenues alors que celle des *F. loliacea* n'en comportait que 7.

3° Dans les FLL on retrouve la distribution caractéristique des R_1L $3n$ à l'exception des classes femelles 7 et 8.

Ces différentes remarques seront reprises ultérieurement dans un contexte évolutif pour essayer d'en tirer l'explication.

CONCLUSIONS

L'analyse détaillée des différents éléments susceptibles de caractériser l'origine génétique des différents hybrides possibles a donc permis d'identifier la constitution génétique des *Festuca loliacea* $3n$ festucoïdes. A cet égard, les caractères morphologiques, si loin que nous les ayons analysés, ne sont que d'un faible secours. Ils permettent, *après dénombrement chromosomique*, la répartition des hybrides naturels $3n$ en formes loloïdes et festucoïdes et autorisent certains rapprochements utiles. Mais

TABLEAU 5

Récapitulation des meilleurs caractères distinctifs des différentes catégories de triploïdes

	Lolium perenne *Festuca pratensis*	FLL	R_1L $3n$	LFF	R_1F $3n$
Méiose :					
p	0,89	0,78	0,83	0,75	0,69
lca	0,90	0,83	0,82	0,92	0,71
III/Cell.	4,84	2,47	3,67	1,77	3,21
Assoc. composites	0	0,025	0,021	0,025	0
Fertilités					
♂ Déhisc. étamines	+	+	±	—	—
Bon pollen p. 100	64,0	31,5	9	0	2
♀ Plantules p. 100 épillets	101,4	43	2,96	0,26	0
Gamètes ♀ viables					
Avec pollen haploïde	7 à 10	9 à 14	7 à 14	7 et 12 à 14	—
Avec pollen diploïde	11 à 14 *	inconnu	inconnu	7 et 11 à 14	—

* Établi seulement pour Festuca pratensis.

les caractéristiques déterminantes sont relevées au niveau des cellules sexuelles : méiose et fertilité. En particulier, les nécessités de l'analyse comparative nous ont conduit à réduire l'ensemble des observations réalisables en méiose à quelques éléments fondamentaux qui suffisent à définir l'ensemble de ce phénomène et ses variations. Ce sont les paramètres *p* et *lca* en relation avec les fréquences des différentes configurations chromosomiques. Le tableau 5 récapitule l'ensemble des caractéris-

tiques majeures des différentes catégories de triploïdes que nous avons étudiées. Il devrait être ainsi possible de déterminer avec une grande précision la constitution génétique d'un hybride triploïde quelconque réalisé entre *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*. Les *F. loliacea* loloïdes pourraient donc être répartis valablement soit dans les R_1L, soit dans les FLL, soit encore entre les deux groupes d'hybrides. Ceci permettrait de savoir si l'on doit rechercher une source importante de pollen diploïde de *Lolium* auprès de celle du pollen diploïde de *Festuca pratensis*. Dans l'état actuel de nos connaissances la fréquence d'apparition des formes LFF spontanées (*F. loliacea* 3*n* festucoïdes) paraît bien en effet être liée à la facilité extrême avec laquelle se réalise l'hybridation *Lolium perenne* 2*n* ♀ × *Festuca pratensis* 4*n* ♂. On ne peut cependant pas affirmer que le pollen diploïde supposé soit produit uniquement par des plantes 4*n* : il est parfaitement concevable que certaines conditions, géniques ou autres, provoquent chez des *Festuca pratensis* 2*n* la formation de gamétophytes mâles non réduits en quantités suffisantes pour réaliser des hybrides naturels 3*n* LFF. Mais quelles que soient les modalités précises de leur réalisation, leur stérilité extrême limite considérablement semble-t-il leur influence éventuelle sur l'introgression.

Reçu pour publication en juin 1968.

SUMMARY

MORPHOLOGY, MEIOSIS AND FERTILITY OF TRIPLOID HYBRIDS CARRIED OUT BETWEEN LOLIUM PERENNE L. AND FESTUCA PRATENSIS HUDS. COMPARISON WITH FESTUCA LOLIACEA CURT.

Study of the LFF and FLL hybrids confirms the F_1 characteristics of the 3*n* festucoid *Festuca loliacea*. It is also noted that the F_1 FLL and the R_1L, to which the natural hybrids' loloid form bears a resemblance, can in fact only be distinguished by the meiosis and fertility characteristics.

The asymmetric selective phenomena observed in the F_1 diploid hybrids are also found at the triploid level.

The existence of specific differential changes revealed by *composite* associations in metaphase I of meiosis is also confirmed, as well as a clear heterology between the chromosomes taken from different species which can be paired.

New facts have been obtained, moreover, on the distribution of maternal chromosomes in the progeny of the different categories of triploids.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AHLOOWALIA B. S., 1965. Cytogenetic studies on natural hybrids between ryegrass and meadow fescue. *Z. Vererbungsl.*, **97**, 3, 226-242.

CARNAHAN H. L., HILL H. D., 1955. *Lolium perenne* L. × 4*n Festuca elatior* L. Triploid-hybrids and colchicine treatments for inducing auto-allohexaploid. *Agron. J.*, **47**, 258-262.

ESSAD S., 1956. Analyse cytogénétique de deux amphidiploïdes *Lolium perenne* L. × *Festuca pratensis* HUDS. *C. R. Acad. Sci.*, **243**, 670-672.

ESSAD S., 1962. Étude génétique et cytogénétique des espèces *Lolium perenne* L., *Festuca pratensis* HUDS. et de leurs hybrides. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, nº.-h s., 103 p. 1962.

ESSAD S., 1964. Étude comparative des hybrides réciproques *Lolium perenne* L. × *Festuca pratensis* HUDS et de leur descendance. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 295-308.

ESSAD S., 1966. Recherches sur l'origine des hybrides naturels *Festuca loliacea* 2*n* et 3*n* par la morphologie et la cytogénétique comparatives. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 5-41, 1966.

GAGNIEU A., BRAUN A., 1961. Observations caryologiques sur les Fétuques de la Flore d'Alsace. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **106**, 142-144.

JENKIN T. J., 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. XVI. *Lolium perenne* and *Festuca pratensis* with references to *Festuca loliacea*. *J. Genet.*, **53**, 379-441.

PETO F. H., 1933. The cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Lolium*. *J. Genet.*, **28**, 113-156.

THOMAS P. T., 1937. Thèse (in JENKIN, 1955).

WHITTINGTON W. J., HILL J., 1961. Growth studies on natural hybrids between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *J. exper. Bot.* **12**, 330-340.

WIT F., 1959. Hybrids of rye-grasses and meadow fescue and their value for grass breeding. *Euphytica*, **8**, 1-12.

WIT F., 1964 Natural and experimental hybrids of rye-grasses and meadow fescue, *Euphytica*, **13**, 294-304.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (3), 287-302.

INFLUENCE DES TEMPÉRATURES DE CONSERVATION DES CORMUS DE GLAÏEUL SUR LA PRÉCOCITÉ DE FLORAISON ET LE GROSSISSEMENT DU NOUVEAU CORMUS

J. COHAT, M. LE NARD

Station d'Amélioration de la Pomme de Terre et des Plantes à Bulbes, 29 N-Landerneau, Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Après une période de stockage d'environ deux mois à 15°C, des cormus de Glaïeul ont été exposés, pendant 80 à 100 jours avant la plantation au champ, à différentes températures : 2° à 3°C, 5° à 12°C, 18° à 20°C, 30°C. Par rapport aux basses températures de conservation, les températures élevées avancent la levée et la floraison des plantes issues de cormus de gros calibre.

Elles sont également responsables d'une baisse de vigueur plus ou moins importante selon les variétés.

Appliquées à des cormus de petit calibre, elles avancent la phase de grossissement et conduisent à des rendements significativement supérieurs chez les quatre variétés étudiées.

A partir des observations faites sur la production de pousses à l'obscurité par des cormus ayant subi au préalable des conservations différentes, l'hypothèse d'une évolution physiologique du cormus, analogue à celle du tubercule de Pomme de terre, et à laquelle pourraient se rattacher les différences observées au champ, est avancée.

INTRODUCTION

La production de cormus (1) de Glaïeul s'échelonne sur deux ans. Les caïeux, que les praticiens désignent souvent par le mot hollandais *kralen*, et qui se développent à la base des cormus, sont plantés la première année. Ils donnent des cormus de petit calibre (de 3 à 8 cm de circonférence) qui sont replantés l'année suivante pour l'obtention de cormus destinés à la production de fleurs (au moins 10 cm de circonférence).

(1) L'organe de réserve du Glaïeul très souvent appelé « bulbe » par les praticiens est en réalité un « cormus », c'est-à-dire un rhizome dressé, à entre-nœuds courts, recouvert de tuniques minces non tubérisées.

L'époque de plantation se situe en mars-avril, et la récolte a lieu en octobre-novembre. La période de conservation dure cinq mois environ, et plusieurs travaux ont déjà montré que les conditions thermiques de conservation des cormus influencent la végétation ultérieure des plantes qui en sont issues.

DENNY et MILLER (1935), DENNY (1936), RYAN (1955) ont montré que des températures basses, de 3° à 10°C, appliquées tout de suite après le séchage, avancent la levée de plantations précoces par rapport à des températures élevées (21° à 35°C). Il s'agit dans ce cas d'une levée de dormance qui se réalise plus rapidement à basse température qu'à température élevée. Si l'application de ces températures est retardée de deux mois environ, ces mêmes auteurs observent un effet accélérateur des hautes températures sur la levée, effet d'autant plus marqué que la levée de dormance est complète.

LOOMIS (1933), WOLTZ et KEYES (1933), FAIRBURN (1934), PAULIN (1958 *a*, *b*, 1961) ont étudié l'influence des températures de conservation sur la précocité de floraison au champ ou sous serre.

Leurs conclusions concordent, à savoir que les cormus conservés à température élevée, de 21° à 35°C, pendant des durées variables avant plantation, lèvent plus tôt et parviennent à floraison plus rapidement que ceux conservés à basse température, (de l'ordre de 10°C en général). Il existe des différences variétales de sensibilité à la température, les variétés hâtives semblent être les plus sensibles.

Ces travaux ont permis de mettre au point les méthodes de préparation des cormus destinés au forçage précoce sous serre, en vue d'obtenir la floraison de mars à mai sous nos climats. Un passage pendant 4 à 6 semaines avant plantation, à une température comprise entre 20° et 30°C, permet d'avancer la floraison de 10 à 15 jours par rapport à une conservation à 10°C.

L'influence des températures de conservation des petits cormus destinés à la culture de grossissement sur leur végétation ultérieure, et en particulier sur le grossissement du nouveau cormus, semble avoir beaucoup moins retenu l'attention des chercheurs, et leurs conclusions paraissent assez contradictoires. Les techniciens hollandais conseillent les températures de conservation suivantes : 20°C en octobre et novembre, puis 10°C jusqu'à la plantation (TUINBOUWGIDS 1966). MAGIE (1966) sous les conditions de la Floride, préconise un séjour de 2-4 mois à 4°-5°C, puis un passage de une à 3 semaines à 20°-25°C avant plantation.

Compte tenu de l'influence bénéfique des hautes températures sur la précocité de levée et de floraison dans le cas des gros cormus destinés à la production florale, il nous a paru intéressant de savoir si les températures de conservation des petits cormus pouvaient influencer également le grossissement et le rendement final.

Les essais entrepris ont consisté, d'une part à vérifier sous nos conditions les résultats déjà obtenus en ce qui concerne la précocité de floraison au champ, d'autre part à comparer la végétation et le grossissement du nouveau cormus chez des plantes issues de petits cormus différemment conservés.

Parallèlement la production de pousses à 20-22°C à l'obscurité, a été étudiée sur des cormus préalablement soumis à des conservations de durées différentes sous deux conditions de température. Cette étude avait pour but de voir s'il n'existe pas chez le cormus de Glaïeul une évolution physiologique analogue à celle décrite par MADEC et PERENNEC (1955) chez le tubercule de Pomme de terre, et à laquelle pourraient se relier les différences éventuellement observables en végétation.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Tous les cormus utilisés dans les essais ont été produits dans le Nord-Finistère. L'influence des températures de conservation sur la précocité de floraison au champ a été étudiée sur deux variétés : *Happy End* et *Golden Fiction* ; chaque traitement comprend 50 cormus de calibre 10/12 cm. Le repère de date de floraison est le stade « bouton ouvert » défini par PAULIN (1958 *b*) : « A ce stade, les trois boutons inférieurs de la hampe ont des pétales encore emprisonnés sur la moitié de leur longueur environ dans les bractées. » La date de floraison indiquée pour un lot est la date moyenne des floraisons individuelles des plantes de ce lot.

Dans le but d'obtenir, pour des conservations différentes, des levées simultanées afin que la végétation de ces lots se fasse sous les mêmes conditions de milieu, trois plantations échelonnées ont été effectuées les 1er, 21 et 30 avril 1966.

Les essais concernant le grossissement comportent quatre répétitions de 100 plantes, qui sont écimées dès le début de floraison selon la pratique en usage chez les producteurs. En 1966 la densité à l'hectare était de 278 000 plantes, en 1967 cette densité a été portée à 416 000 pieds par hectare, pour se rapprocher des conditions normales de production (chaque parcelle élémentaire de 2,40 m² comprenant 100 plantes).

Après séchage, les cormus ont été stockés à 15°C environ jusqu'au début des traitements thermiques, qui se situe en général fin décembre-début janvier. A cette date, la dormance des cormus est terminée.

Quatre conditions de conservation ont été appliquées :

2° à 3°C	milieu F
5° à 12°C	milieu G
18° à 20°C	milieu S
30°C	milieu C

Les durées d'application sont précisées dans le texte.

Les plantations pour l'étude de la production de pousses à l'obscurité à 20-22°C ont été faites sur de la vermiculite humide. Cette étude a porté sur les variétés *Happy End* et *Golden Fiction*. Des cormus de calibre 14 + (circonférence supérieure à 14 cm) ont été placés dans les milieux F et S le 5-1-1967, et les plantations ont eu lieu ensuite toutes les 4 semaines jusqu'au 14-9-1967. La quantité de pousses produites a été mesurée 4 semaines après plantation.

TEMPÉRATURES DE CONSERVATION ET PRÉCOCITÉ DE FLORAISON AU CHAMP

Deux variétés ont été utilisées : *Happy End* à floraison précoce au champ et *Golden Fiction* à floraison tardive. Quatre conditions de conservation ont été appliquées : F, G et S à partir du 6-1-1966, C à partir du 2-2-1966 après 27 jours à S. Les plantations ont été effectuées les 1er (P_1), 21 (P_2) et 30 (P_3) avril 1966.

A la plantation, les cormus des lots C et S de la variété *Happy End* présentent des pousses de 8 à 10 mm de longueur dans lesquelles on peut observer à l'œil nu 3 à 4 ébauches de feuilles vraies. Ils possèdent de plus des ébauches de racines, et leur perte de poids depuis le début du traitement est de 20 p. 100 environ. Le lot F présente des pousses de 3 à 5 mm, 1 à 2 ébauches de feuilles vraies. Les cormus du lot G sont voisins de ceux de F. Ces deux lots n'ont pas de racines et ont très peu perdu de poids, moins de 5 p. 100, au cours de la conservation.

Le tableau 1 regroupe les différentes observations faites sur *Happy End* pour les trois plantations au champ.

TABLEAU I

Influence de la température de conservation des cormus sur le comportement des plantes.
Variété Happy End

Traitements (1)	Observations (2)							
	a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*h*
	P_1 : Plantation du 1er avril 1966							
F	85	29-4	28	26-7	116	8	17,3	118
G_1	85	20-4	19	18-7	108	8	17,2	119
S_1	85	15-4	14	8-7	98	6,9	16,1	106
C_1	58	15-4	14	7-7	97	6,9	14,2	109
Écart significatif : P = 0,05					2	0,12	1,2	6,2
	P_2 : Plantation du 21 avril 1966							
F	105	14-5	23	2-8	104	7,8	17,4	113
G_2	105	10-5	19	1-8	103	7,8	17,3	108
S_2	105	4-5	13	17-7	87	7,0	15,0	100
C_2	78	5-5	14	17-7	87	6,8	13,2	99
Écart significatif : P = 0,05					2	0,2	0,7	8
	P_3 : Plantation du 30 avril 1966							
F	114	20-5	20	4-8	97	7,9	17,6	108
G_3	114	17-5	17	1-8	93	7,9	16,8	114
S_3	114	14-5	14	23-7	84	7,0	14,2	98
C_3	97	13-5	13	18-7	79	6,4	11,6	97
Écart significatif : P = 0,05					2	0,2	0,7	6,4

(1) F = 2° à 3°C G = 5° à 12°C S = 18° à 20°C C = 30°C

(2) *a* : Durée du traitement en jours.
b : Date de levée à 50 p. 100.
c : Durée plantation, levée à 50 p. 100 en jours.
d : Date de floraison moyenne.
e : Durée plantation, floraison moyenne en jours.
f : Nombre moyen de feuilles par plante.
g : Nombre moyen de fleurons par plante.
h : Taille moyenne finale en cm.

La comparaison des trois plantations pour un traitement donné permet de constater que la floraison se réalise d'autant plus rapidement que la date de plantation est retardée ; les conditions du milieu naturel sont alors de plus en plus favorables, notamment pour ce qui concerne la température et la luminosité.

Le nombre de fleurons par plante des lots F et G reste constant pour les trois plantations, alors que celui des lots S et C diminue lorsque la conservation à température élevée se prolonge.

Pour une même date de plantation, les traitements C et S avancent la levée et la floraison par rapport à G et F. Les conservations à température élevée réduisent le nombre de feuilles et de fleurons par plante ainsi que la taille finale.

Cependant la croissance des parties aériennes des divers lots d'une même plantation n'ayant pas eu lieu exactement sous les mêmes conditions de milieu, à cause du décalage à la levée, on ne peut savoir si les différences observées sont uniquement dues à un effet du cormus. Cet effet ne peut être mis en évidence que par la comparaison des plantes de lots qui ont levé en même temps et subi par la suite les mêmes conditions de milieu durant leur végétation.

Tel est le cas des lots F_2 et S_3. La floraison de S_3 précède celle de F_2 de 11 jours ; les plantes du lot S_3 ont un nombre de feuilles et de fleurons plus faible que celles de F_2 et leur taille finale est moindre.

La comparaison des lots G_2 d'une part, S_3 et C_3 d'autre part, est dans le même sens : bien qu'ils aient levé plus tard les deux derniers fleurissent bien avant le premier, ont moins de feuilles et de fleurons et leur taille finale est plus faible.

Ces différences montrent donc bien que le développement des plantes jusque et y compris la floraison est influencé par le cormus, le rôle du cormus dépendant à son tour des conditions de conservation.

Les conservations à température élevée accélèrent tous les processus de croissance : elles avancent la levée, et raccourcissent, sous des conditions données de végétation, la phase levée-floraison. En outre elles sont responsables d'une baisse de vigueur qui se traduit par une diminution des nombres de feuilles et de fleurons par plante et par une réduction de la taille finale des plantes.

Chez la variété *Golden Fiction* les différences morphologiques entre les pousses au moment de la plantation sont beaucoup moins importantes que chez *Happy End*, Les observations relatives au comportement des trois plantations au champ de *Golden Fiction* sont portées sur le tableau 2.

Comme chez *Happy End*, on note à chaque plantation que les conservations à température élevée avancent la levée et la floraison. Les nombres de feuilles et de fleurons par plante sont beaucoup moins modifiés par le mode de conservation que chez la variété *Happy End*. Il faut attendre la 3^{e} plantation, c'est-à-dire le traitement chaud le plus prolongé, pour observer chez le lot C, une dépression comparable à celle de la 1re plantation chez *Happy End*. Il en est de même pour la taille finale, la seule dépression significative étant celle du lot C_3.

Le lot S_3 a levé en même temps que F_2 et a fleuri 9 jours plus tôt que ce dernier : on retrouve donc bien ici une influence du cormus dans le comportement de la plante, mais au contraire de ce qui a été observé chez *Happy End*, cette influence affecte beaucoup moins la vigueur.

TABLEAU 2

Influence de la température de conservation des cormus sur le comportement des plantes
Variété Golden Fiction

Traitements (1)	Observations (2) a	b	c	d	e	f	g	h
	P_1 : Plantation du 1er avril 1966							
F_1	85	14-5	44	25-8	146	8,5	16,7	116
G_1	85	5-5	35	19-8	140	8,5	16,1	115
S_1	85	3-5	33	10-8	131	8,1	16,1	123
C_1	58	2-5	32	11-8	132	7,7	15,1	120
Écart significatif : P = 0,05					3,5	0,3	0,5	6
	P_2 : Plantation du 21 avril 1966							
F_2	105	27-5	36	29-8	130	8,2	16,3	113
G_2	105	20-5	29	23-8	124	8,1	15,8	113
S_2	105	24-5	33	21-8	122	7,7	15,7	114
C_2	78	19-5	28	20-8	121	7,5	15,2	116
Écart significatif : P = 0,05					2	0,3	NS	NS
	P_3 : Plantation du 30 avril 1966							
F_3	114	30-5	30	30-8	122	8,4	16,5	115
G_3	114	28-5	28	25-8	117	8,3	16,0	118
S_3	114	28-5	28	20-8	112	7,6	15,5	114
C_3	97	23-5	23	15-8	107	7,5	13,5	108
Écart significatif : P = 0,05					2	0,3	0,5	6

(1) Voir tableau 1.
(2) Voir tableau 1.

TEMPÉRATURES DE CONSERVATION ET GROSSISSEMENT

a) *Résultats de 1966*

Des cormus de calibre 4/6 (4 à 6 cm de circonférence ; poids de 100 cormus : 250 à 350 g). des variétés *Oscar, Princesse des Neiges* et *Happy End* ont été conservés pendant 78 jours (du 6-1 au 25-3-1966, date de la plantation au champ) sous trois conditions S, G et F.

TABLEAU 3

Influence de la température de conservation des cormus sur le poids moyen du nouveau cormus, à deux dates en cours de végétation, chez 3 variétés

Variétés	Traitements (1)			Écart significatif P = 0,05
	F	G	S	
Arrachage du 12-8-1966				
Oscar	11,2	10,9	21,8	
Princesse des Neiges	12,3	14,9	23,0	
Happy End	8,4	9,2	12,8	
Moyenne	10,6	11,7	19,2	5,0
Arrachage du 2-9-1966				
Oscar	33,9	32,3	41,0	
Princesse des Neiges	29,4	32,3	40,8	
Happy End	26,6	23,0	32,6	
Moyenne	29,9	29,2	38,1	4,6

(1) F 78 jours à 2°-3°C.
G 78 jours à 5°-12°C.
S 78 jours à 18°-20°C.

TABLEAU 4

Influence de la température de conservation des cormus sur les résultats de la récolte après séchage chez trois variétés

Variétés	Traitements (1)	Poids moyen des cormus en g			Écart Significatif P = 0,05	Pourcentage de 14 + dans la récolte		
		F	G	S		F	G	S
Oscar		37,2	44,0	55,7	6,1	64	73	88
Princesse des Neiges		31,0	34,4	41,3	3,1	41	54	72
Happy End		31,7	31,3	39,2	2,6	46	45	56

(1) Voir tableau 3.

Les cormus du lot S lèvent les premiers. Ils devancent ceux du lot G de 5 à 8 jours, ces derniers devançant eux-mêmes ceux du lot F de 4 à 6 jours. Les floraisons des trois lots sont pratiquement simultanées, mais plus groupées pour le traitement froid. Deux arrachages de contrôle en cours de végétation montrent une avance importante du lot S pour le grossissement du nouveau cormus (tabl. 3).

Cette avance se maintient jusqu'à la récolte. Le rendement du lot S exprimé en poids de cormus récoltés ou en nombre de cormus dont la circonférence est supérieure à 14 cm est significativement supérieur à celui des deux autres lots pour les trois variétés. Le traitement G est intermédiaire entre S et F, sauf pour *Happy End* où il est égal à F (tabl. 4).

b) *Résultats de 1967*

Après séchage, des cormus de la variété *Mary Housley* (3,5 à 5 cm de circonférence ; poids de 100 cormus : 90 à 100 g) ont été conservés à 15°-17°C jusqu'au 28-12-1967, date du début des traitements. A cette date un échantillon de cormus mis en végétation à 18°-20°C lève en 15 jours, ce qui montre que la dormance de ces cormus est terminée.

Les lots ont été soumis aux conditions suivantes jusqu'à la plantation (17-3-67) :

F	79 jours à 2°-3°C.
G + S	66 jours à 5°-10°C puis 13 jours à 18°-20°C.
S	79 jours à 18°-20°C.
C	79 jours à 30°C.

Des arrachages échelonnés toutes les deux semaines à partir du 30-5-67, et portant à chaque fois sur 50 plantes, ont permis de suivre le grossissement des nouveaux cormus, l'émission des feuilles et des racines contractiles, et la formations des caïeux.

Le tableau 5 indique que la levée est d'autant plus précoce que la température de conservation est élevée (du moins jusqu'à 30°C) ; cependant il est à noter que si la différence entre le lot F et les trois autres est importante, les écarts entre ces derniers sont très faibles.

TABLEAU 5

Influence du traitement thermique des cormus sur divers caractères en cours de végétation.
Variété Mary Housley

Observations	Traitements (1)			
	F	G + S	S	C
Nombre de jours après plantation pour atteindre 50 p. 100 de levée	57	44	42	41
Moy. du nombre de feuilles le 28-6-67	2,9	3,7	3,8	4,1
Moyenne du nombre de racines contractiles le 28-6-67	2,3	3,8	4,3	4,9
Date de formation des ébauches de caïeux	28-6	14-6	7-6	7-6

(1) F 79 jours à 2°-3°C.
G + S 66 jours à 5°-10°C suivis de 13 jours à 18°-20°C.
S 79 jours à 18°-20°C.
C 79 jours à 30°C.

Parallèlement la formation des différents organes, feuilles, racines contractiles et caïeux se fait plus tôt dans les lots conservés à température élevée (tabl. 5, fig. 1).

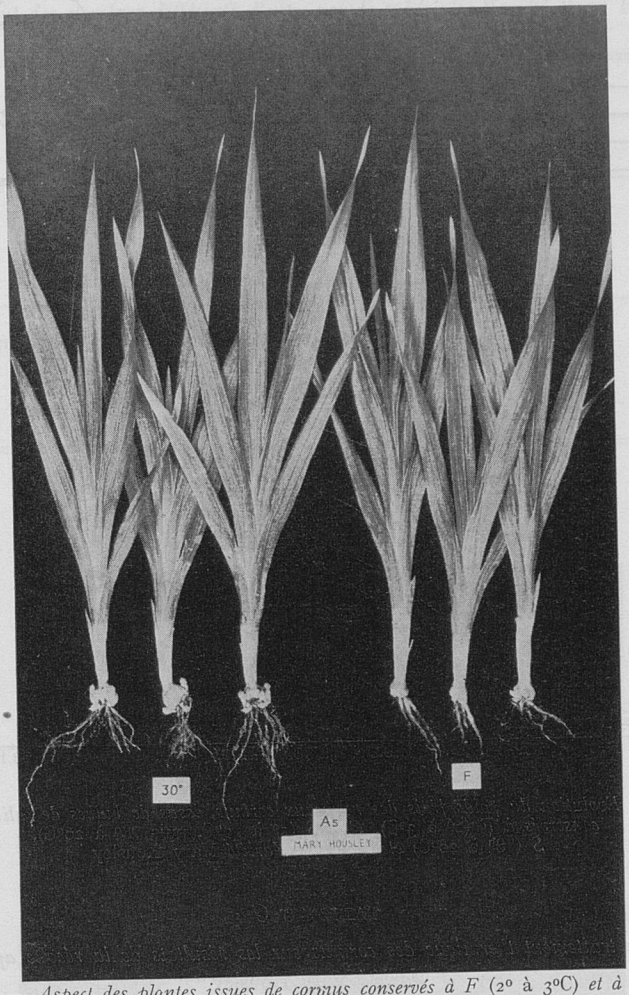


FIG. 1. — *Aspect des plantes issues de cormus conservés à F* (2° à 3°C) *et à C* (30°C) *à l'arrachage du 12-7-67. Variété* Mary Housley

L'évolution du grossissement des nouveaux cormus des différents lots est représentée sur la figure 2. Le ralentissement du grossissement entre le 9-8 et le 23-8-67 correspond à la sortie des hampes florales.

Comme la levée et la différenciation des divers organes de la plante, le grossissement des nouveaux cormus se trouve avancé par les conservations à température élevée. Entre F d'une part, G + S, S et C d'autre part, cette avance du grossissement pourrait peut-être s'expliquer par l'avance de levée des trois derniers par rapport au premier. Mais les différences entre G + S, S et C, dont les levées sont pratiquement simultanées, tendraient à indiquer que l'avance du grossissement pourrait être due à un effet propre du cormus.

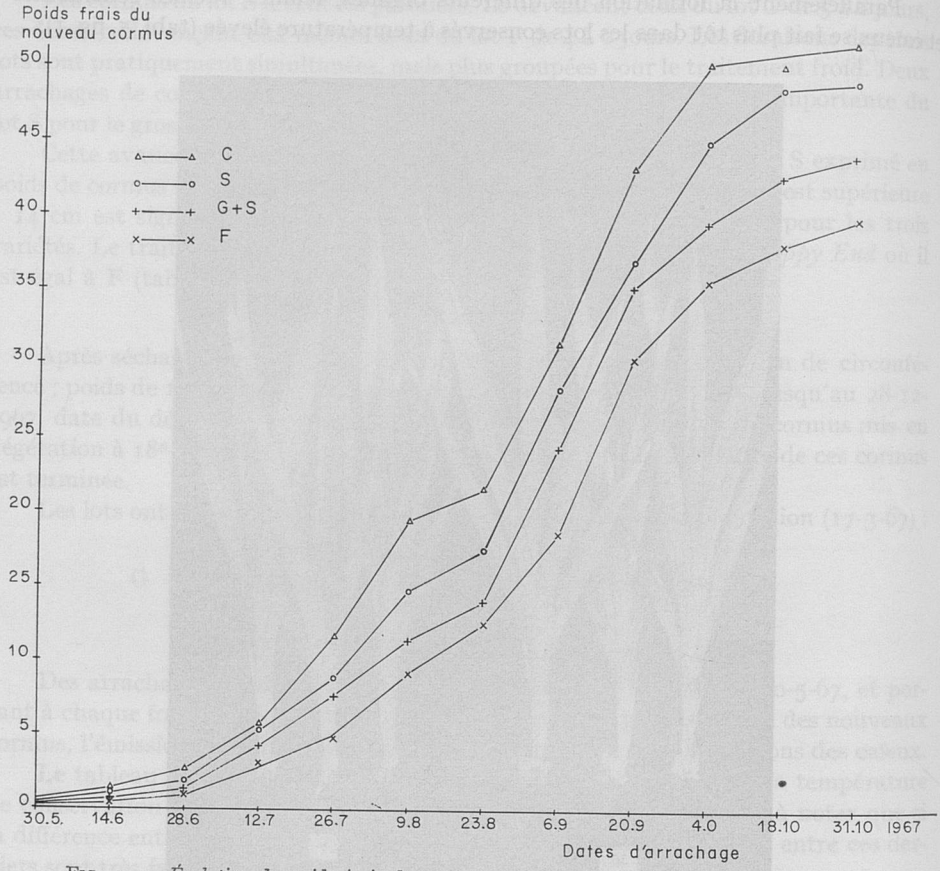


FIG. 2. — *Évolution du poids frais des nouveaux cormus, issus de bulbes de calibre 3/5 cm conservés à F* (2° à 3°C), *G + S* (5° à 10°C, puis 18° à 20°C), *S* (18° à 20°C) *et C* (30°C). *Variété* Mary Housley

TABLEAU 6

Influence du traitement thermique des cormus sur les résultats de la récolte après séchage
Variété Mary Housley

Observations	Traitements (1)				Écart Significatif P = 0,05
	F	G + S	S	C	
Rendement en poids tonnes/ha	11,8	13,5	15,5	16,6	1,7
Nombre de cormus 12 + par ha	302 000	332 000	343 000	354 000	29 700
Pds moy. unitaire des cormus récoltés (g)	30,0	34,7	39,4	42,0	4,3
Pds moy. des cormus de calibre 12/14 (g)	27,8	29,8	32,6	34,5	1,9
Pds moy. des cormus de calibre 14/16 (g)	38,5	40,7	44,6	47,2	1,7

(1) Voir tableau 5.

TABLEAU 7

Influence du traitement thermique des cormus sur la fréquence des nouveaux cormus présentant des nombres différents d'entre-nœuds tubérisés. Variété Mary Housley

Nombre d'entre-nœuds	Traitements (1)			
	F	G + S	S	C
5	87	77	7	1
6	13	23	86	81
7			7	18

Signification χ^2 distribution aléatoire = 262
$P < 0,01$
F et G + S non différents
(1) Voir tableau 5.

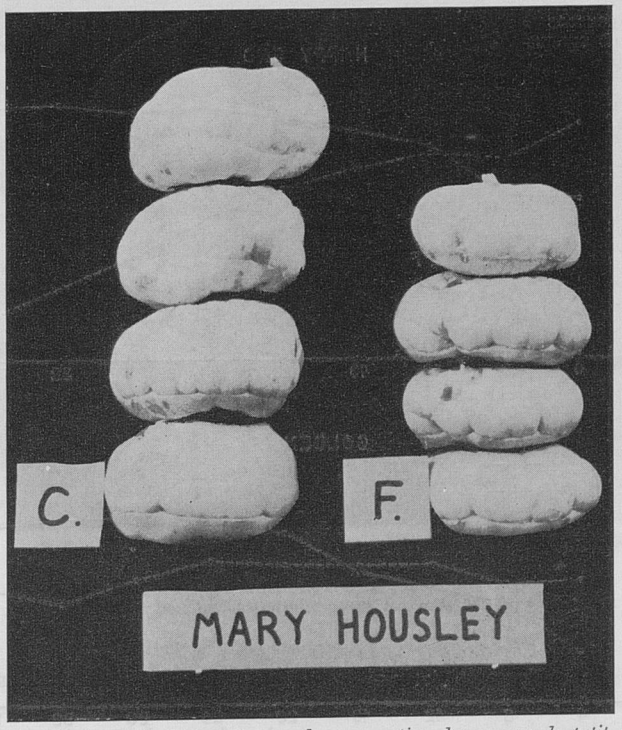


FIG. 3. — *Influence de la température de conservation des cormus de petit calibre sur l'aspect des nouveaux cormus récoltés. Variété* Mary Housley
à gauche : conservation à 30°C
à droite : conservation à 2°-3°C

Les tailles finales des plantes des divers traitements ne sont pas significativement différentes.

Les rendements après séchage sont portés sur le tableau 6. Le traitement F est significativement inférieur aux trois autres en poids total de cormus récoltés et en nombre de cormus dont la circonférence est supérieure à 12 cm. Le traitement G + S est intermédiaire entre F d'une part, S et C d'autre part.

A calibre égal, les cormus des lots G + S et F ont un poids moyen inférieur à celui des cormus des lots S et C (tabl. 6). Ceux-ci sont de forme moins aplatie, et ont ainsi une meilleure valeur commerciale que les premiers, par suite de la présence d'un nombre d'entre-nœuds tubérisés par cormus plus élevé (tabl. 7, fig. 3).

INFLUENCE DES CONDITIONS DE CONSERVATION DU CORMUS SUR LA CAPACITÉ DE PRODUCTION DE POUSSES A L'OBSCURITÉ

La production de pousses pendant un temps déterminé (4 semaines) par des cormus préalablement conservés dans les milieux F et S a été étudiée par des plantations échelonnées toutes les 4 semaines à l'obscurité à 20°-22°C sur vermiculite humide. On obtient ainsi l'évolution de la production de pousses dans un milieu constant après des durées croissantes de conservation des cormus.

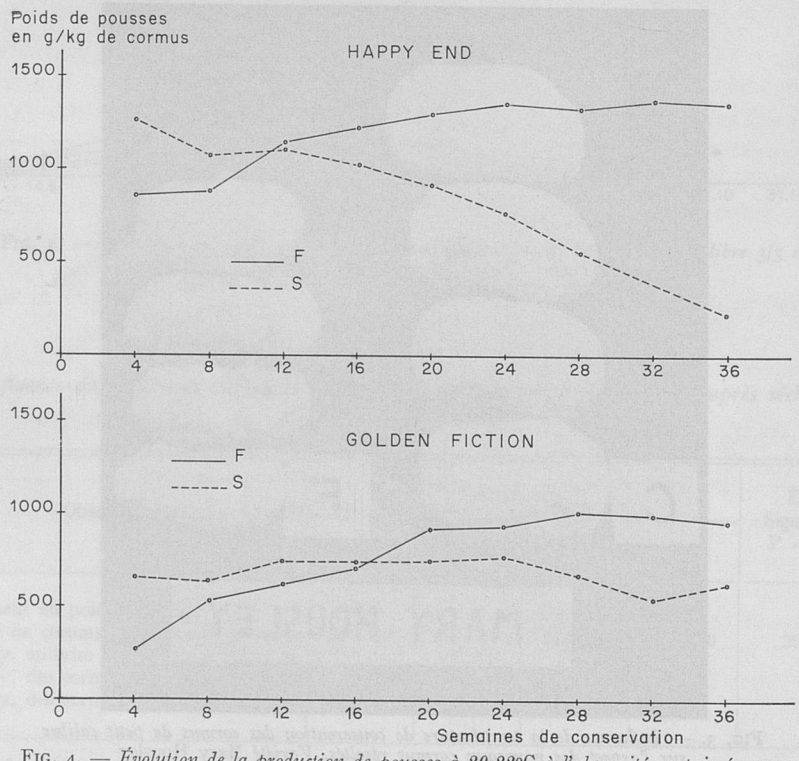


FIG. 4. — *Évolution de la production de pousses à 20-22°C à l'obscurité, exprimée en g de pousses par kg de cormus, après des durées croissantes de conservation à F* (2° à 3°C) *et à S* (18° à 20°C). *Variétés* Happy End *et* Golden Fiction.

Les résultats sont portés sur la figure 4.

Chez *Happy End*, la production de pousses est maximum dès la première plantation après un séjour de 4 semaines dans le milieu S, puis elle décroît constamment ensuite, surtout au-delà de 12 semaines de ce traitement.

Après conservation froide, on constate d'abord une augmentation de la production de pousses très nette jusqu'à la 12e semaine de conservation, puis sensiblement un palier qui se maintient jusqu'à la fin de l'expérience, soit après 36 semaines de conservation.

Chez *Golden Fiction* on observe les mêmes tendances, mais avec un retard certain sur *Happy End*. Après conservation chaude, la production de pousses atteint pratiquement le maximum au bout de 4 semaines également, mais elle demeure constante pendant plus longtemps et ne manifeste une tendance à décroître qu'après 28 semaines à S. A la fin de l'expérience, la production de pousses du lot S est encore relativement forte, beaucoup plus que chez *Happy End*.

Après conservation froide, l'augmentation de la vitesse de production de pousses de *Golden Fiction* se fait plus lentement que chez *Happy End*, la vitesse maximum n'étant atteinte qu'après 20 semaines à F et se maintenant ensuite jusqu'à la fin de l'expérience.

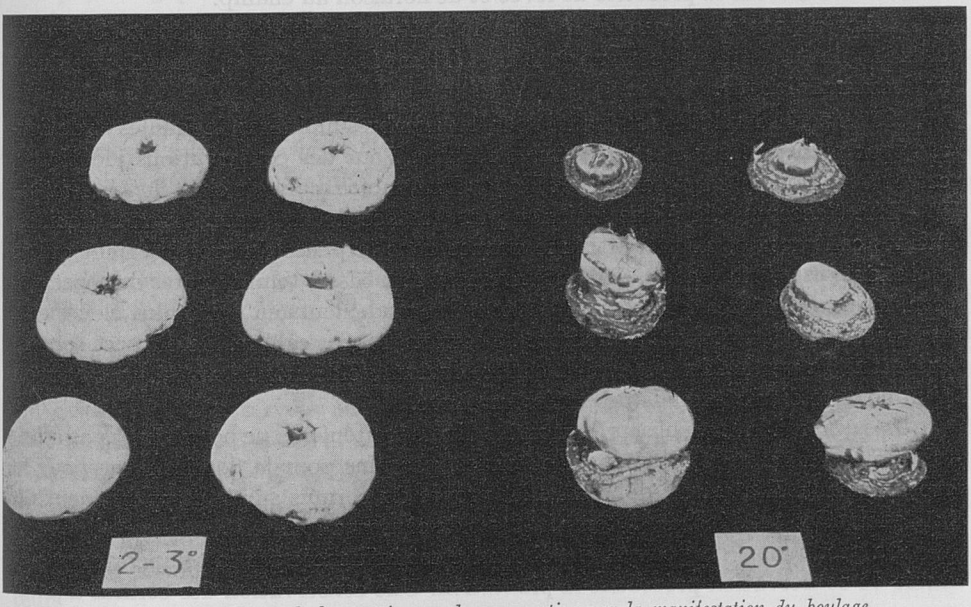


FIG. 5. — *Influence de la température de conservation sur la manifestation du boulage*
Variété Happy End
à gauche : après 32 semaines à 2°-3°C, absence de boulage
à droite : boulage important après 32 semaines à 18°-20°C

La plantation correspondant à une conservation de 24 semaines (22-6-67) permet de noter, chez les plantes S des deux variétés, le grossissement net de la base des pousses, indiquant le début de formation du nouveau cormus, au bout de 4 semaines, alors que les plantes F ne manifestent pas de grossissement visible.

Sur les cormus de *Happy End* dans le milieu S, on observe le 20-7-67, soit après

28 semaines de conservation, la formation directe de cormus fils avant plantation, chez environ 15 p. 100 des cormus, ce pourcentage passe à 50 p. 100 le 17-8 et à 80 p. 100 le 14-9-67 (fig. 5).

Par analogie avec ce qui a été observé chez la Pomme de terre (MADEC, 1956), ce phénomène sera désigné sous le nom de boulage.

A partir du moment où la tubérisation a commencé au sec, l'enracinement se fait difficilement après plantation et la production de pousses est minime. Le phénomène du boulage n'a pas été observé chez la variété *Golden Fiction*, même après 36 semaines de conservation à S. Des conservations de longue durée (plus de 24 mois) de ces deux variétés à 2°-3°C, n'ont pas permis d'observer le boulage dans ce milieu.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les résultats obtenus confirment ceux d'autres auteurs (FAIRBURN, 1934 ; PAULIN 1958 *a*, *b*, 1961) en ce qui concerne l'action favorable des températures élevées de conservation sur la précocité de levée et de floraison au champ.

Le présent travail a permis en outre de mettre en évidence une perte de vigueur chez les plantes issues de cormus conservés à température élevée, pendant une durée suffisamment longue.

Cette perte de vigueur se traduit par des nombres moindres de feuilles et de fleurons par plante et par une taille finale réduite. Pour des conservations identiques, cette dépression est importante chez *Happy End*, moins marquée chez *Golden Fiction*.

Elle s'accompagne d'une émission plus précoce de nouveaux organes (feuilles, racines contractiles, caïeux) et d'une avance dans la phase du grossissement qui se maintient jusqu'à la récolte. Comparativement aux basses températures de conservation, les températures élevées conduisent à des rendements en poids plus élevés et à la production d'un plus grand nombre de cormus de gros calibre. De plus ces cormus présentent la particularité d'avoir à calibre égal un poids moyen supérieur, en raison d'un nombre d'entre-nœuds tubérisés plus élevé.

Les écarts à la levée observés entre les divers traitements ne permettent pas d'expliquer entièrement les différences obtenues, pas plus pour la floraison que pour le grossissement. Il apparaît donc un effet propre du cormus sur le comportement de la plante, effet qui dépend des températures de conservation.

La production de pousses à l'obscurité est influencée par la température et la durée de conservation précédant la plantation. Une conservation des cormus à 20°C exerce dans un premier temps une action favorable sur cette production qui atteint son maximum après des séjours relativement courts à 20°C. Si la conservation au chaud se prolonge, la production de pousses reste relativement constante chez *Golden Fiction* pendant la durée de l'expérience ; par contre chez *Happy End* elle diminue progressivement.

Pour les deux variétés on a pu noter que la tubérisation de la base des pousses est d'autant plus précoce que la conservation à 20°C se prolonge. Chez la variété *Happy End*, on constate même que la tubérisation peut se produire au sec au cours de la conservation à 20°C.

Tout se passe donc comme si la conservation au chaud entraînait chez le cormus une induction de la tubérisation, induction d'autant plus forte que cette conservation est plus longue.

La production de pousses décroît progressivement lorsque l'on se rapproche de ce stade de tubérisation, phénomène que nous avons appelé boulage. Le boulage n'a pas été observé chez des cormus maintenus au froid (2° à 3°C) pendant des temps très longs.

Chez le tubercule de Pomme de terre, il a été bien démontré (MADEC, 1956-1958 ; MADEC et PERENNEC, 1955 ; PERENNEC et MADEC, 1960) l'existence d'une évolution physiologique vers le stade de tubérisation des germes ou stade d'incubation. Ce stade est atteint d'autant plus tôt que la température de conservation est élevée, du moins jusqu'à 20°C. La vitesse de croissance des germes est à tout moment dépendante de l'état physiologique du tubercule ; d'abord faible, elle augmente jusqu'à un maximum, puis décroît pour devenir nulle quand le stade d'incubation est atteint. Parallèlement l'induction de la tubérisation est de plus en plus forte.

Chez le Glaïeul les premières observations réalisées à l'obscurité, en particulier sur la variété *Happy End*, suggèrent qu'il pourrait exister chez le cormus une évolution physiologique analogue à celle du tubercule de Pomme de terre. Sous l'action des hautes températures, il y aurait acquisition d'une induction de la tubérisation accompagnée d'une perte progressive de la capacité de production de pousses jusqu'au terme extrême du boulage.

Les variétés semblent différer par leur vitesse d'évolution, comme cela paraît être le cas pour *Happy End* et *Golden Fiction*, la dernière variété supportant mieux l'action des hautes températures.

Comme chez la Pomme de terre, les températures élevées de conservation des cormus induisent une tubérisation plus précoce des plantes, à l'obscurité et au champ, suggérant ainsi que le comportement de la plante-fille, et en particulier sa précocité de tubérisation et sa vigueur de croissance sont influencées par l'état physiologique du cormus-mère au moment de la plantation.

Des travaux sont en cours pour tenter de vérifier cette hypothèse et de voir si les autres différences observées au champ (nombre de fleurons, nombre d'entre-nœuds tubérisés) ne sont pas aussi la conséquence de cette action inductrice du cormus sur la tubérisation de la plante.

Sur le plan pratique les résultats obtenus montrent qu'il est possible de modifier de façon importante le comportement des plantes de Glaïeul en agissant sur la conservation des cormus. Le choix du mode de conservation sera fonction de plusieurs facteurs :

le type de production (floraison ou grossissement).
les objectifs (floraison avancée ou non).
la variété.

Les températures et les durées les plus favorables dans les différents cas restent à préciser.

Reçu pour publication en mai 1968.

SUMMARY

EFFECTS OF STORAGE TEMPERATURES ON GLADIOLI CORMS WITH RESPECT TO FLOWERING EARLINESS AND GROWTH OF THE NEW CORMS

After curing and a storage period of about two months (at 15°C), Gladioli corms were subjected from 80 to 100 days prior to planting in the field, to the following temperatures : 2 to 3°C (F), 5 to 12°C (G), 18 to 20°C (S), 30°C (C).

Comparatively with the low storage temperatures, the higher ones promote sprouting and flowering of the plants originated from corms of the 10/12 cm size (tables 1 and 2, *Happy End* and *Golden Fiction* varieties). The higher temperatures also reduce the number of leaves, florets and the ultimate size, as well, substantially in *Happy End* and to a lesser extent in *Golden Fiction*. When applied to small corms (less than 6 cm in circumference), these high temperatures hasten the bulbing of the new corms and lead to significantly higher yields in the four varieties studies (*Oscar, Princesse des Neiges, Happy End, Mary Housley* — (tables 4 and 6).

The size being the same, the daughter-corms produced by corms stored at low temperatures are lighter in weight than those from corms stored at the higher, and have a lesser number of tuberized internodes (table 7, fig. 3, variety *Mary Housley*). The differences, observed in the emergence of the various treatments cannot fully explain the differences observed in earliness of flowering and bulbing.

Production, in the dark, of shoots from corms previously stored at 2/3°C and 18/20°C, was studied by plantings made every for weeks. The shoot growth is first stimulated and then is gradually reduced as high-temperature storage is protracted (fig. 4, variety *Happy End*).

Bulbing of the shoots in the dark is hastened by previous warm storage. In *Happy End* bulbing may be observed, prior to planting, after seven months'storage at 18/20°C.

The assupmtion of a physiological evolution of the corm toward the bulbing stage, similar to that described by MADEC and PERENNEC (1955) in the potato tubers, and to which the differences noted in the field may be related, is put forward.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DENNY F. E., 1936. Storage temperatures for shortening the rest period of Gladiolus corms. *Contrib. Boyce Thompson Inst. Plant Res.*, **8**, 137-140.

DENNY F. E., MILLER L. P., 1935. Storage temperatures and chemical treatments for shortening the rest period of small corms and cormels of Gladiolus. *Contrib. Boyce Thompson Inst. Plant Res.*, **7**, 257-265.

FAIRBURN D. C., 1934. Growth responses of the Gladiolus as influenced by storage temperatures. *Iowa Agric. exper. Stn. Res. Bull.*, **170**, 95-119.

LOOMIS W. E., 1933. Forcing Gladiolus. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **30**, 585-588.

MADEC P., 1956. La nature et les causes du boulage chez la Pomme de terre. *Ann. Amélior. Plantes*, **6**, 151-169.

MADEC P., 1958. Le rôle du tubercule-mère dans l'évolution des germes de la Pomme de terre. *Ann. Amélior. Plantes*, **1**, 5-29.

MADEC P., PERENNEC P., 1955. Les possibilités d'évolution des germes de la Pomme de terre et leurs conséquences. *Ann. Amélior. Plantes*, **5**, 555-574.

MAGIE R. O., OVERMAN A. J., WATERS W. E., 1966. Gladiolus corm production in Florida. *Fla. Agric. exper. Stn., Bull.* 664 A.

PAULIN A., 1958 *a*. Étude de l'action de divers traitements thermiques et de la lumière sur les cormus de Glaïeuls en vue de hâter la floraison. *Proc. 15 internation. hortic. Congr. II*, 422-428.

PAULIN A., 1958 *b*. Étude de l'action de températures élevées sur les cormus de Glaïeuls en vue de hâter la floraison. *Rev. hortic.*, **3**, 1 921-1 923.

PAULIN A., 1961. Étude de l'action de traitements thermiques ou chimiques sur les cormus de Glaïeuls en vue de hâter la floraison. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **47**, 953-957.

PERENNEC P., MADEC P., 1960. Influence du tubercule sur la croissance et le développement du germe de Pomme de terre. *Ann. Physiol. vég.*, **1**, 29-67.

RYAN G. F., 1955. Effects of temperature on rest in Gladiolus corms. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **65**, 463-471.

TUINBOUWGIDS, 1966. Ministerie van Landbow en Visserij. *Den Haag*, 272.

VOLZ E. C., KEYES C. G., 1933. Gladiolus forcing : Effects of exposure to high temperatures before planting. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **30**, 583-584.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (3), 303-306.

NOTE SUR UN PÊCHER × AMANDIER TÉTRAPLOÏDE OBTENU PAR TRAITEMENT A LA COLCHICINE

G. SALESSES
avec la collaboration technique de A. BONNET

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

INTRODUCTION

Certains hybrides interspécifiques et en particulier des hybrides *Prunus amygdalus* × *Prunus persica* créés à la Station de recherches d'Arboriculture fruitière de la Grande Ferrade, constituent de bons porte-greffes pour le Pêcher : résistance à la chlorose et vigueur en sont les qualités essentielles.

Mais la production de plants pose des problèmes délicats :

— la multiplication végétative doit faire appel à des techniques de bouturage difficiles et onéreuses,

— la production de semences hybrides F_1 est limitée par le faible taux de fécondation croisée naturelle et le décalage des floraisons entre les deux espèces.

— la production et l'utilisation de semences hybrides F_2 sont difficiles à envisager du fait de la stérilité des F_1 ou de l'hétérogénéité de leur descendance.

L'état tétraploïde pourrait permettre la production de plants de semis utilisables comme porte-greffes, tout en présentant des qualités biologiques et physiologiques originales, sources d'une nouvelle variabilité.

Ceci justifie les essais de doublement chromosomique entrepris.

I. — PREMIERS ESSAIS RÉALISÉS EN VUE DU DOUBLEMENT CHROMOSOMIQUE

L'agent mitoclasique utilisé est la colchicine en solution variant de 0,025 à 1 p. 100. Deux séries de traitements ont été réalisées :

— sur apex végétatif d'arbres adultes et plantules ;

— sur embryon avant germination.

Pour augmenter les chances de succès, nous avons utilisé : d'une part l'adjonction à la solution aqueuse de colchicine, d'acide gibbérellique à la concentration de 1.10^{-5} et d'autre part l'étiolement préalable des plantes de façon à provoquer, par éclairement normal juste avant le traitement, un flux mitotique important dans l'apex traité. Ces deux moyens adjuvants furent employés conjointement suivant une technique déjà utilisée par IYER et RANDHAWA (1965).

Les apports de solutions furent effectués soit goutte à goutte, et dans ce cas nous ajoutions de la glycérine (10 p. 100), soit par imbibition avec des tampons de coton.

Après traitement d'apex de deux hybrides F_1 (*GF 557* et *GF 677*) nous n'avons décelé jusqu'à ce jour aucun secteur polyploïde.

II. — OBTENTION DU TÉTRAPLOÏDE

Une deuxième série de traitements fut réalisée pour préciser l'action de la colchicine sur embryon. Elle a porté sur une descendance issue, par fécondation libre, d'un hybride F_1 (*R. 149* × *S*): deux cents noyaux furent traités :

Immersion dans solution aqueuse					Germination sur papier-filtre imbibé de solution				
Concentration (%)	Temps (h)	Nombre traités	Survivants	$4n$	Concentration (%)	Temps (h)	Nombre traités	Survivants	$4n$
1	15	20	4	0	1	24	20	10	1
1	48	20	2	0	1	48	20	12	0
0,2	24	20	4	0	0,4	48	20	18	0
0,2	96	20	3	0	0,4	96	20	16	0
0,4	24	20	4	0					
0,4	67	20	2	0					

L'hétérogénéité des individus composant cette F_2 était telle qu'il était difficile de baser la recherche de caractères liés à la polyploïdie sur le seul examen morphologique. Certains individus à port trapu firent l'objet de dénombrements chromosomiques : l'un d'entre eux présentait régulièrement $2n = 32$ chromosomes à l'observation cytologique effectuée sur apex des racines.

III. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Cet arbre, actuellement âgé de trois ans, présente une taille réduite et des pousses épaisses, relativement peu effilées vers le sommet. La morphologie générale des feuilles est de type (Pêcher × Amandier); leur limbe présente une épaisseur anormalement forte chez ces hybrides.

IV. — CARACTÈRES CYTOGÉNÉTIQUES

Les études de métaphase I de méiose sur cellules mères de pollen confirment l'état tétraploïde de la plante mais elles ne permettent pas de conclure en ce qui concerne les rapports entre les deux génomes. En effet, le génotype exact de cet hybride n'est pas connu : le parent mâle pour-

rait être, compte tenu de la location en verger, soit un Pêcher, soit un autre (Pêcher × Amandier). Cette dernière possibilité serait l'équivalent cytogénétique d'une autofécondation tout aussi possible ; quoi qu'il en soit, la participation de chacun des deux génomes reste indéterminée.

Il est probable qu'une assez forte homologie existe entre chromosomes de *Prunus persica* et *Prunus amydalus*; ceci semble confirmé par l'analyse de méioses chez deux hybrides F_1 (GF 557 et GF 667).

Méioses-Hybrides F_1 (2 n) et hybride (4 n)

	2 *n*	Nombre cellules analysées	Moyenne par cellule					*p* (1)	l.c.a. (1)
			I	II *a*	II *d*	III	IV		
GF 557	16	39	0,61	0,35	7,33			0,96	0,52
GF 677	16	49	0,32	0,20	7,63			0,97	0,50
Hybride 4 *n*	32	14	0,428	0,928	11,64	0,14	1,50	0,98	0,59

(1) *p* = Probabilité d'association des chromosomes (S. ESSAD, 1962).
l.c.a. = Nombre de liaisons par chromosome associé (S. ESSAD, 1966).

L'étude comparative d'un hybride 4*n* de génotype connu et de la F_1 3*n* (Pêcher × Amandier) sera nécessaire pour préciser les relations génomiques cause dans ces croisements.

CONCLUSION

La technique utilisée ici n'apporte rien de nouveau, une obtention semblable ayant été signalée sur semis de Prunier japonais par HUKTER et VAN TONDER (1966). Auparavant DERMEN (1947) avait obtenu le doublement de la variété de pêcher *Elberta*. Les obtentions étant aussi rares sur arbres fruitiers à noyau, le doublement de cet hybride méritait cependant d'être signalé. Son intérêt théorique est limité, son intérêt pratique reste à étudier.

Reçu pour publication en avril 1968.

SUMMARY

ORIGINATION OF A (PEACH-TREE × ALMOND-TREE) TETRAPLOID

Various treatments, using colchicine aqueous solutions, were carries out with a view to doubling the chromosome stock of the (*Prunus persica* × *Prunus amygdalus*) hybrid ; one of these treatments involving an embryo, enabled to originate a tetraploid.

Meiotic analysis, performed on the one hand, with this tetraploid and with two (*Prunus persica* × *Prunus amygdalus*) F_1 hybrids on the other suggest a marked homology between the two genomes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERNHARD R., 1954. Le Pêcher × Amandier. *Journées Fruitières et Maraîchères d'Avignon*, 71-86.

BLAKESLEE A. F., and AVERY A. G., 1937. Methods of inducing doubling of chromosomes in plants by treatment with colchicine. *J. Hered.* **28**, 393-412.

DERMEN H., 1947. Inducing polyploïdy in peach varieties. *J. Hered.*, **38**, 77-82.

ESSAD S., 1957. La polyploïdie et ses aspects évolutifs en relation avec l'amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 199-226.

ESSAD S., 1962. *Étude génétique et cytogénétique des espèces Lolium Perenne* L., *Festuca pratensis Huds et de leurs hybrides*. Thèse doctorat ès sciences, Orsay.

ESSAD S., 1966. Recherches sur l'origine des hybrides naturels *Festuca Loliacea* 2 *n* et 3 *n* par la morphologie et la cytogénétique comparatives. *Ann. Amélior. Plantes* **16** (1) S-41.

HURTER H, VAN TONDER, 1963. Colchicine induction of autotetraploïdy in japanese plum, *Prunus salicina*. *So. Afric. J. agric. Sci.*, **6**, 3, 403-410.

IYER C. P. A., RANDHAWA G. S., 1965. Increasing colchicine effectiviness in woody plants with special reference to fruit crops. *Euphytica*, **14**, nº 3, p. 93.

ZATYKO J., SIMON J., KOLLANYI L., 1967. Increasing the polyploidizing action of colchicine with gibberellic acid (résumé anglais). *Novenytermeles*, **16**, 1, 1-72.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (3), 307-315.

NOTE

HÉRÉDITÉ DE QUELQUES CARACTÈRES QUALITATIFS CHEZ LE TOURNESOL

P. LECLERCQ

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif central, 63 - Clermont-Ferrand
Institut national de la Recherche agronomique

INTRODUCTION

Au cours d'un travail de sélection, nous avons observé la disjonction de plusieurs caractères qualitatifs : stérilité mâle, coloration des fleurs et des fruits, déficiences chlorophylliennes.

La stérilité mâle est utile aux sélectionneurs, même dans le cas (le plus fréquent) où elle ne permet pas d'envisager la production commerciale de semences hybrides, car elle assure la réussite complète des hybridations manuelles sans castration.

Différents auteurs ont signalé chez le Tournesol des stérilités mâles dues à un seul facteur récessif (GUNDAEV, 1965 ; LAZAROV, 1963 ; LECLERCQ, 1966 ; PUTT et HEISER, 1966 ; VRINCEANU.)

Il serait intéressant de connaître le nombre de gènes distincts en jeu, et d'en entretenir une collection, de façon qu'on puisse faire correspondre ensuite tout nouveau cas de stérilité mâle monogénique, soit à un gène déjà connu, soit à un gène encore inconnu. C'est ce travail que nous avons voulu commencer, pour contribuer à établir la future carte chromosomique du Tournesol. De plus, l'étude histologique et cytologique d'une telle collection permettrait de démonter la chaîne des actions génétiques successives qui aboutissent à la production d'un pollen normal.

Pour la coloration anthocyanée de la couche sous-épidermique des fruits on sait (SAZYPEROW, 1914,) qu'elle est due à un gène dominant et il semble (ALABOUVETTE et RAUTOU, 1948 ; LECLERCQ, 1966) qu'elle ne s'observe que sur les plantes ayant d'autres organes anthocyanés (axe hypocotylé, marge des cotylédons, jeunes feuilles, stigmates, corolles et faux-calice). Ainsi, le fruit ne serait anthocyané que si la plante est anthocyanée par ailleurs.

Mais la réciproque est-elle vraie ? Autrement dit, peut-on observer des fruits non anthocyanés sur une plante anthocyanée ?

Nous avons voulu répondre à cette question et éclaircir la génétique sous-jacente pour pouvoir utiliser en sélection des plantes anthocyanées même si l'industrie ne voulait pas de graines anthocyanées (actuellement, seules des graines non-anthocyanées participent au circuit commercial).

Pour les déficiences chlorophylliennes, qui ont été étudiées le plus souvent chez les Graminées, un catalogue reste à établir pour le Tournesol. L'absence totale de chlorophylle sur les plantules, due à un gène récessif, a déjà été signalée (GUNDAEV, 1965).

TABLEAU I

Résultats concernant la stérilité mâle

Stérilité mâle dans *Saratov 169* et *Yenisseï, Armavir 7345* et *Vniimk 9883*

Origine	Année d'observation	Descendances issues de croisement entre mâle-stériles et mâle-fertiles frères de mâle-stériles		Descendances issues d'autofécondation de mâle-fertiles frères de mâle-stériles		Type de disjonction admis	Probabilité
		Nombre de plantes		Nombre de plantes			
		mâle-stériles	mâle-fertiles	mâle-stériles	mâle-fertiles		
Saratov 169	1967	11	8				
		6	10				
		9	16				
		9	13				
		11	10				
		13	9				
		5	14				
	Tot.	64	80			1 : 1	> 0,05
	1966			10	14		
				4	11		
				7	10		
				8	12		
				5	19		
				4	11		
	1967			3	7		
				5	14		
				12	25		
	Tot.			58	123	1 : 3	0,05 > P > 0,02
Yenisseï	1966	37	23				
		12	8				
		49	31			1 : 1	0,05 > P > 0,02
				4	6		

TABLEAU I (suite)

Origine	Année d'observation	Descendances issues de croisement entre mâle-stériles et mâle-fertiles frères de mâle-stériles — Nombre de plantes		Descendances issues d'autofécondation de mâle-fertiles frères de mâle-stériles — Nombre de plantes		Type de disjonction admis	Probabilité
		mâle-stériles	mâle-fertiles	mâle-stériles	mâle-fertiles		
Saratov 169 × *Yenisseï*	1967	12	8				
		10	15				
		12	9				
Yenisseï × *Saratov 169*		11	14				
		9	9				
	Tot.	54	55			1 : 1	> 0,05
Armavir 9345	1966.	11	11			1 : 1	> 0,05
	1966			8	30		
	1967			11	14		
				2	9		
	Tot.			21	53	1 : 3	> 0,05
Vniimk 8883	1966	25	17			1 : 1	> 0,05
	1966			12	35		
	1967			6	42		
				4	6		
	Tot.			22	83	1 : 3	> 0,05

De l'examen du tableau 1, il ressort que chacune des stérilités mâles découvertes dans les quatre populations étudiées est due à un gène récessif et qu'il s'agit d'un même gène pour *Yenissei* et *Saratov 169*. Désignons ce dernier gène par msS, les gènes en jeu dans *Armavir 9345* et *Vniimk 6663* étant appelés provisoirement ms A et ms V. Nous conviendrons de ne désigner par un indice chiffré qu'un gène de stérilité mâle dont la liaison avec un autre gène est connue (exemple : locus Ms_1-ms_1 lié au locus T-t responsable de la couleur de la plantule rouge ou verte (LECLERCQ, 1966)).

TABLEAU 2

Génotype des parents	Dans la descendance Nombre de plantes		Type de disjonction	Probabilité
	Mâle-stériles	Mâle-fertiles		
msS-msS × Ms l-ms l	0 0 0 0 0	65 63 65 65 258		
msS-msS-t-t × MsS-msS-T-t	39 verts + 39 rouges	51 verts + 43 rouges	1 : 1 : 1 : 1	> 0,05
msA-msA × MsS-msS	0	48		
msA-msA-t-t × Ms l-ms l-T-t	0 0 0	29 verts + 36 rouges 36 verts + 29 rouges 65 verts + 65 rouges		
msV-msV × MsS-msS	0	25		

De l'examen du tableau 2, on peut tirer successivement les conclusions suivantes :

— msS et ms 1 sont 2 gènes différents (sinon le croisement msS msS × Ms_1 ms_1 donnerait 50 p.100 de mâle-stériles et le croisement ms S-msS-t-t × MsS-msS-T-t ferait apparaître une liaison entre stérilité mâle et couleur de plantule);

— msA et msS sont deux gènes différents ;

— msA et ms_1 sont deux gènes différents ;

— msV et msS sont deux gènes différents.

La stérilité mâle due à msV se présente assez différemment des autres en ce sens qu'on distingue sur les styles un pollen rare, peu colorable au bleu coton dans le lactophénol, mais non absent (alors que msS et msA déterminent l'absence complète de pollen). On peut penser que msV et msA sont deux gènes différents.

Couleur des fleurs ligulées

Du tableau 3, on peut conclure que le caractère : fleurs ligulées oranges est dû à un gène récessif que nous proposons d'appeler l, le dominant L faisant apparaître les fleurs ligulées jaunes qui sont le plus souvent observées chez le Tournesol.

TABLEAU 3

Couleur de fleurs ligulées

Origine des descendances observées	Nombre de plantes à fleurs ligulées		Type de disjonction admis	Probabilité
	orange	jaune		
Croisement d'une plante à fleurs ligulées jaunes par une plante à fleurs ligulées oranges.	15 26	12 29		
Total	41	41	1 : 1	> 0,05
Autofécondation de plantes à fleurs ligulées jaunes.	10 10 2	37 38 8		
Total	22	83	1 : 3	> 0,05

TABLEAU 4

Couleur de la couche sous-épidermique du fruit (fruit anthocyané ou non)

Origine de la descendance	Plantes anthocyanées à fruits		Type de disjonction admis	Probabilité
	anthocyanés	non anthocyanés		
Autofécondation de plantes anthocyanées à fruits non-anthocyanés	0 0 0	20 25 29		
Total	0	74		
Autofécondation de plantes anthocyanées à fruits anthocyanés (disjonction).	15 21 17	5 9 7		
Total	53	21	3 : 1	> 0,05

On observe le plus souvent la non-disjonction, c'est-à-dire qu'alors les plantes anthocyanées à fruits anthocyanés ne donnent, après autofécondation, que des descendants identiques à leurs parents.

D'autre part, nous n'avons jamais observé de fruits anthocyanés sur une plante non anthocyanée. Ainsi, pour que les fruits soient anthocyanés, il faut que deux gènes dominants soient présents ensemble :

— le gène T déjà connu (SAZYPEROW, (1914), déterminant la présence d'anthocyane dans la plante,
— un gène Tf, permettant à l'anthocyane de se manifester dans les fruits (gène de localisation).

DÉFICIENCES CHLOROPHYLLIENNES

Nous en avons étudié ici deux types :

1. *Xantha*

Les plantules sont jaunes, entièrement dépourvues de chlorophylle. Elles meurent avant que la première paire de feuilles ait pu dépasser 2 mm de longueur (fig. 1).

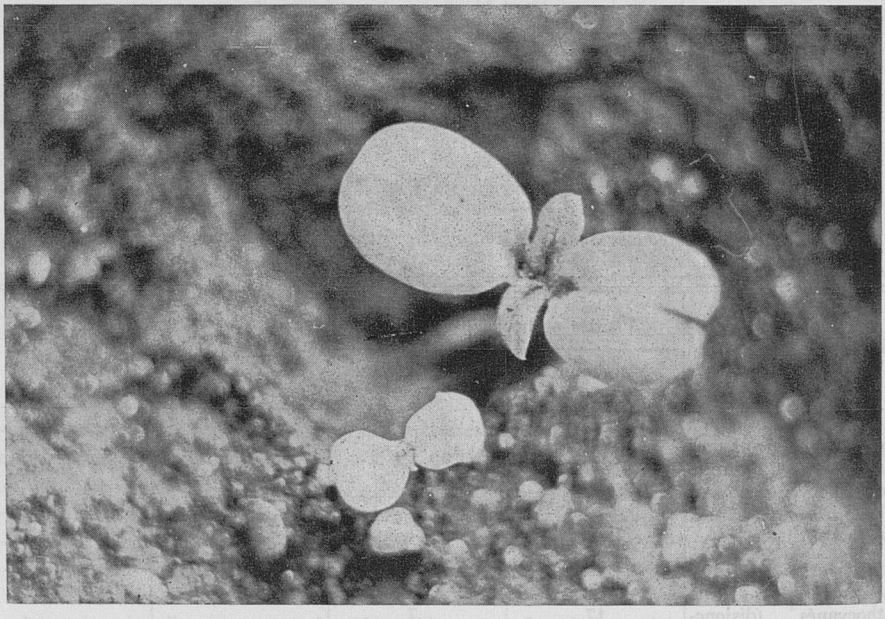


FIG. 1. — *Xantha à côté du type normal*

2. *Feuilles jaunes*

Les cotylédons sont verts, d'aspect normal, mais les feuilles sont dépourvues de chlorophylle. Les plantules restent vivantes plus longtemps que les xantha, mais disparaissent également après l'apparition d'une ou deux paires de feuilles jaunes au-dessus des cotylédons. Si l'on coupe la tige

TABLEAU 5

Déficiences chlorophylliennes

Observations de descendances en disjonction à partir de plantes normales (sœurs de plantes déficientes) autofécondées

Population d'origine	Année	Plantules xantha	Plantules normales	Probabilité correspondant à l'hypothèse 1 : 3
Jupiter	1965	3	23	
	1966	4	18	
		7	12	
		2	23	
	Tot.	16	76	> 0,05
Smena	1965	5	17	
		5	21	
	1966	6	15	
		6	11	
	Tot.	22	64	> 0,05
V 8931		3	10	
		7	9	
		10	19	> 0,05
		Plantules à feuilles jaunes	Plantules normales	
Barnaulski	1965	4	15	
	1966	7	15	
	Tot.	11	30	> 0,05
A 9345	1965	3	15	
		5	13	
		5	13	
		4	14	
		4	14	
	1966	5	20	
	Tot.	26	89	> 0,05
V 8883	1965	7	18	
	1966	10	15	
	Tot.	17	33	> 0,05
Jupiter	1965	4	17	
	1966	4	13	
		4	13	
		4	17	
	Tot.	16	60	> 0,05
D 695	1965	8	15	
		2	12	
	Tot.	10	27	> 0,05
V 6540	1965	1	7	
	1966	6	20	
	Tot.	7	27	> 0,05

entre les cotylédons et la première paire de feuilles, il apparaît à l'aisselle des cotylédons des ramifications dépourvues de chlorophylle. Ainsi, toute la partie épicotylée de la plante paraît incapable de synthétiser la chlorophylle (fig. 2).

Dans chaque cas, les caractères xantha et feuilles jaunes paraissent déterminés par un gène récessif, mais on ne sait pas si une même déficience chlorophyllienne peut être due à des gènes différents.

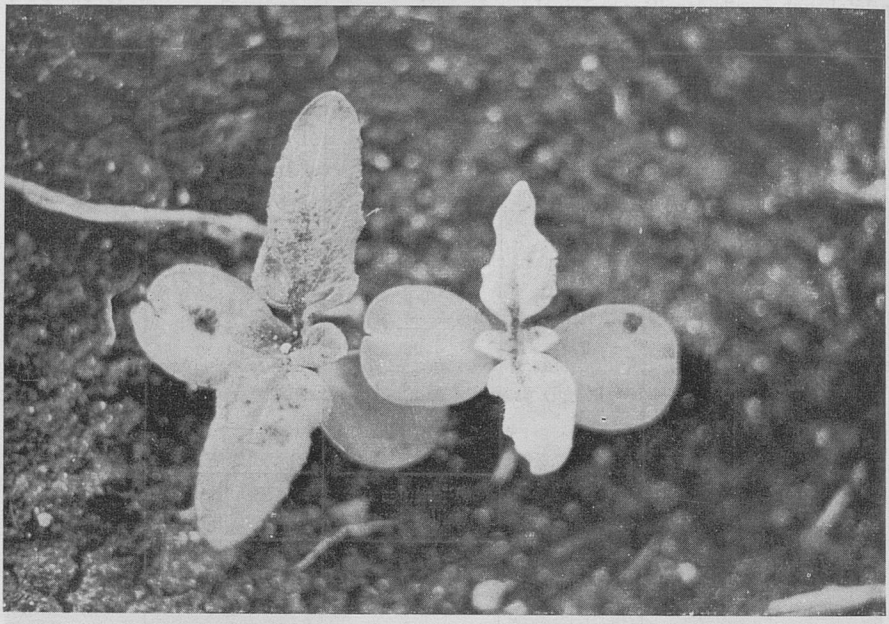


FIG. 2. — *Feuilles jaunes à côté du type normal*

CONCLUSION

Il y a, chez le Tournesol, au moins trois stérilités mâles monogéniques récessives, chacune étant due à un gène différent. La couleur orange des fleurs ligulées, l'absence d'anthocyane dans les fruits des plantes anthocyanées, les caractères xantha (plantule sans chlorophylle) et feuilles jaunes (plantule à cotylédons verts et feuilles sans chlorophylle) sont dus à différents gènes récessifs.

Reçu pour publication en juin 1968.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALABOUVETTE., RAUTOU, 1948. Données biologiques et culturales relatives aux oléagineux de la partie Sud de la France. *Bull. tech. Inform.*, pp. 181-188.

GUNDAEV A. I., 1965. The method of line hybridization in sunflower breeding. *Vestn. sel'skokozjojostv. Nauk (Rep. Agric.Sci.)*, n° 3, 124-129. in *Plant Breed. Abstr.* **36**, n° 1, 1966, pp. 107.

LAZAROV M., 1963. Protogynie et stérilité mâle chez *H. annuus*. *C. R. Acad. bulgare Sci.*, **16**, n° 3, pp. 309-312.

LECLERCQ 1966. P., Une stérilité mâle utilisable pour la production d'hybrides simples de Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **16** (2), 135-144.

PUTT E. D., HEISER C. B. Jr., 1964. Better hybrid sunflower may result from sterility. *Crops and Soils*, **16**-,7 pp. 18.

PUTT E. D., HEISER C. B. Jr., 1966. Male sterility and partial male sterility in sunflowers. *Crop Sci.*, **6**, 165-168.

SAZYPEROW Th., 1914. Versuche und Beobachtungen an *Helianthus annuus* L. auf dem Versuchfeld. *Bull. angew. Bot.* **7**, 5, 543-600 (Résumé dans *Z. Pflanzenzücht*, 1914, **3**, 380)

VRINCEANU V. Aspecte noi privind cultura florii soarelui. In *Sprijinul specialistilor din agricultura*. Editura Agro-silvica, Bucuresti.

VRINCEANU V., 1967. Ereditatea surselor de andro-sterilitate la florea-soarelui. *Probleme agricole*, n° 2, Februarie 67, pp. 28-29.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (3), 317-319.

CHRONIQUE DES LIVRES

E. Baldini, S. Sansavini. — Monografia delle principali cultivar di melo. — Bologna, Ist. Coltiv. Arbor, 1967, 302 p.

Cette monographie italienne rassemble sous une présentation agréable les descriptions de 70 variétés de Pommier (vieilles et nouvelles). Les caractères de taxonomie, de biologie, de phénologie et d'agronomie utilisés pour ces descriptions sont présentés et discutés au début de l'ouvrage.

Pour chaque variété, l'origine, les synonymies éventuelles, les descriptions de rameaux, feuilles, fleurs, fruits ainsi que les caractères biologiques et agronomiques sont décrits avec précision.

Les illustrations tiennent une assez grande place dans cette monographie. Pour chaque variété une planche en couleur représente le fruit entier et vu en coupe, une planche en noir et blanc représente les feuilles, les fleurs (les pétales étant mis en évidence) et les pépins.

Les auteurs ont ainsi mis non seulement à la disposition des professionnels italiens mais aussi des pomologistes du monde entier, un document important sur les caractéristiques de ces 70 variétés en Italie.

J. H.

E. Baldini e C. Branzanti. — Monografia delle principali cultivar di fragola non rifiorenti. — Istituto di coltivazioni arboree dell'Universita di Bologna, Italia, 1964, 237 p.

Soixante-dix variétés de fraisiers non remontantes (55 européennes et 15 américaines) sont décrites dans cette monographie.

Une première partie de l'ouvrage présente les caractères descriptifs des plantes, feuilles, fleurs et fruits, utilisés dans les fiches variétales qui suivent. Ces descriptions variétales sont très bien illustrées par des photographies grandeur nature des folioles, fleurs et fruits ; celles des fruits sont en couleur, celle des folioles et fleurs en noir et blanc.

Un court paragraphe sur l'intérêt agronomique et commercial termine chaque description variétale.

G. R.

Sugar-beet glossary, including lists of diseases, pests and weeds, in English, French, German and Latin..., compiled and arranged by I. I. R. B. — Institut international de recherches betteravières, Tirlemont, Belgique. Amsterdam, London, New York, Elsevier Publishing Co, 1967, 178 p.

Après une première édition provisoire rédigée par une Commission composée de MM. Coy, Mariaux et Schumacher, la présente édition, beaucoup plus complète, a pu être mise au point grâce à la collaboration d'un certain nombre de membres de l'I. I. R. B., et tout spécialement de M. Rietberg.

Ce lexique renferme environ 1 500 termes propres à la recherche betteravière ou aux techniques culturales de la betterave à sucre. Si les termes généraux qui peuvent se trouver dans tous les dictionnaires n'ont pas été retenus, cependant un certain nombre d'expressions couramment employées en agriculture, mais non limitées au seul domaine betteravier, y figurent également.

Le dictionnaire comprend 3 sections :

Anglais-français-allemand, français-anglais-allemand, et allemand-anglais-français.

Il contient en annexe des listes de maladies, de mauvaises herbes et de parasites, intéressant la culture betteravière.

Il ne fait pas de doute que ce lexique sera grandement apprécié de tous ceux — producteurs, chercheurs, industriels, traducteurs, etc. — qui s'intéressent à la Betterave à sucre.

H. Stubbe éd., — Induzierte Mutationen und Ihre Nutzung. Erwin-Baur-Gedächtnisvorlesungen i.v. 1966. Veranstaltet vom institut für kulturpflanzenforschung Gatersleben der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 20. bis 24. Juni 1966. (Mutations induites et leur utilisation. Erwin-Baur, 1966, 4e conférence organisée par l'Institut des plantes cultivées de Gatersleben et l'Académie des Sciences de Berlin). Berlin, Akademie Verlag (Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Klasse für Medizin nº 2), 1967, 468 p.

Cet ouvrage donne les comptes rendus d'un symposium consacré aux mutations induites et à leur utilisation qui s'est déroulé à Erwin-Baur du 20 au 24 juin 1966. Les 58 communications sont toutes rédigées en anglais et ont été groupées dans les chapitres suivants :

— Mutations induites et effets sur les plantes.
— Importance des mutants dans la taxonomie et les études sur l'évolution des plantes cultivées.
— Utilisation des mutants dans la sélection de plantes cultivées propagées sexuellement.
— Mutations induites pour les caractères quantitatifs.
— Mutations, structure des chimères et utilisation des mutants chez les plantes cultivées propagées végétativement.
— Utilisation de mutants dans la culture de microorganismes.

Arne Muntzing J. L. — Genetics : basic and applied. A survey of methods and main results. — LTs Forlag ; Stockholm, 472 p., 1967.

Cet ouvrage est la seconde édition d'un manuel paru en 1961 et dont le titre était *Genetic research.*

Depuis cette date des progrès considérables ont été faits et diffusés en génétique fondamentale et appliquée. Il en a été tenu compte dans la seconde édition en particulier en ce qui concerne la génétique physiologique et biochimique, la nature du gène, le code génétique, les relations entre acides nucléiques et protéines, l'hérédité des caractères quantitatifs, l'inbreeding et l'hétérosis.

Tous ces chapitres ont été refondus et remis au point des dernières découvertes.

L'ensemble de l'ouvrage a gardé toute sa clarté et son attrait pour le lecteur même non spécialisé. C'est un excellent ouvrage d'initiation à la génétique et précieux pour les jeunes désirant se spécialiser en amélioration des plantes par suite de l'utilisation de nombreux exemples tirés des végétaux supérieurs et d'un assez long chapitre où sont évoqués les principaux problèmes que pose la sélection.

R. M.

Neutron irradiation of seeds, technical report series 76, International Atomic Energy Agency, Vienne, 1967, 112 p.

Cet ouvrage présente les rapports d'un groupe d'étude sur la coordination de la recherche pour l'utilisation des neutrons dans l'irradiation des graines qui s'est tenu à Vienne du 25 au 29 juillet 1966 et ceux d'un groupe de travail sur les recommandations pour un programme d'irradiation des graines aux neutrons, également tenu à Vienne du 12 au 16 décembre 1966.

Il contient les communications suivantes :

G. Ahnström : Dosimétrie biologique des neutrons stables.

R. W. Briggs : Neutrons et autres radiations ionisantes dans les programmes de mutations à Brookhaven.

R. D. Brock : Les neutrons en radiobiologie et en amélioration par mutation.

K. H. Chadwick, W. F. Oosterheert et K. J. Puite : Réponse de quelques graines à la fission par les neutrons.

M. J. Constantin et T. S. Osborne : Activité de l'Euratom, en physique radiobiologique et en dosimétrie.

H. G. Ebert : Considérations dosimétriques sur le programme d'irradiation des graines aux neutrons.

H. Eisenlohr : Standardisation des méthodes de dosimétrie.

I. Janovski, J. Dumanovic et L. Ehrenberg : Recherche sur l'utilisation des neutrons sur la canne à sucre.

R. A. Luse : Recherches sur l'utilisation des neutrons dans l'irradiation des graines.

P. Pereau-Leroy : Aspect physique de l'irradiation des graines.

J. W. Poston : Modification des dommages causés par les radiations pendant le stockage des graines irradiées aux neutrons.

N. S. Rao, D. C. Joshua, K. B. Mistry et A. R. Gopal-Ayengar : Effets génétique et cytogénétique de l'irradiation aux neutrons du blé dur.

G. T. Scarascia-Mugnozza : Facteur influençant les variations en RBE des graines de maïs irradiées.

J. D. Soriano : Quelques effets des neutrons sur le riz.

M. Stoilov : Possibilités d'irradiation aux neutrons et aux rayons gamma, des graines en Bulgarie.

A. Vuorinen : Mesure des neutrons stables à l'aide de détecteurs d'activation en irradiation des graines.

C. F. Konzak et B. Sigurbjörnsson : Développement d'un programme de coordination de la recherche sur l'utilisation des neutrons dans l'irradiation des graines.

A. Burtscher et J. Casta : Facilité d'irradiation des graines aux neutrons stables à l'aide du réacteur *Astra*.

K. Mikaelsen, J. Casta : Expérience d'irradiations aux neutrons de graines d'orge, dans le réacteur *Astra* (Australie).

G. Ahnström, A. Burtscher, J. Casta : Dosimétrie des neutrons stables dans l'irradiation des graines.

C. F. Konzak, K. Mikaelsen, B. Sigurbjörnsson, A. Burtscher : Procédés standards recommandés pour l'irradiation, la culture et les mesures des graines de céréales, pour déterminer l'effet de l'irradiation aux neutrons dans le cadre du programme d'irradiation des graines par les neutrons.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; —*le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la World List of Scientific Periodicals, ou le Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponible est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5 5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
Station d'Arboriculture Fruitière d'Angers
I.N.R.A.
11 MARS 1969

Le Directeur de la publication : M. L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 12-1968.

Dépôt légal : 4e trimestre 1968. N° d'impression : 2925.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
Station
d'Arboriculture
Fruitière
d'Angers
I.N.R.A.
11 MARS 1969

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

VOLUME 18 1968 NUMÉRO 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle-Paris-7e

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des sommaires et résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (4), 327-365.

LES PROBLÈMES D'AMÉLIORATION CHEZ *ASPARAGUS OFFICINALIS* L. (1)

II. — Haploïdie et amélioration

Lucette THÉVENIN
avec la collaboration technique de G. Teisseire

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Le programme d'amélioration d'*Asparagus officinalis* L., à partir d'individus haploïdes, est examiné en introduction ; les principales caractéristiques des haploïdes et des individus homozygotes qu'ils permettent d'obtenir sont ensuite exposées ; un schéma résume les moyens mis en œuvre pour créer des lignées fixées reproductibles par graines et pour éprouver la valeur-hybride de ces lignées

L'intérêt de cette méthode de travail pour la connaissance de l'espèce est souligné.

INTRODUCTION

Une précédente publication (Thévenin, 1967) a exposé les difficultés que présente l'amélioration de l'Asperge du fait de la biologie de cette espèce, et les raisons qui ont présidé au choix des objectifs de sélection ; le double intérêt que présenterait l'obtention de lignées homozygotes a été mis en évidence : d'une part, ces lignées permettraient la création d'hybrides F_1 susceptibles d'apporter une solution au problème de l'amélioration de l'Asperge, d'autre part, elles constitueraient un matériel génétiquement homogène sur lequel pourrait être entreprise l'étude, impossible jusqu'ici, de l'hérédité des caractères chez *A. officinalis* L.

(1) La première partie de cet extrait de thèse a paru dans les *Ann. Amélior. Plantes*, 1967, **17** (1).

Pour obtenir des lignées homozygotes chez ce matériel dioïque, nous avons été conduits à envisager l'utilisation de méthodes inhabituelles et à arrêter notre choix sur celle qui paraît avoir le plus de chances d'aboutir dans des délais, sinon réduits, du moins acceptables. Nous avons ainsi été amenés à rechercher comme matériel de départ les individus haploïdes (1) et à tenter, pour les rendre homozygotes, de doubler leur stock chromosomique par un moyen quelconque.

L'utilisation de l'haploïdie pour la création de lignées homozygotes n'est pas, jusqu'ici, un procédé courant bien que, dès 1930, EAST en eût émis l'idée après avoir trouvé des haploïdes chez *Datura*. Le principe n'en est pas discutable car il ne fait aucun doute que le doublement du stock chromosomique doit conduire, en une seule étape, et aux mutations près, à un individu parfaitement homozygote. Si l'intérêt d'une étape unique est certain (aucune autre méthode ne permet d'atteindre un niveau comparable d'homozygotie aussi rapidement), on ignore, par contre, *à priori*, quels avantages ou quels inconvénients présenteront, pour une espèce donnée, des individus parfaitement ou presque parfaitement homozygotes, comparés aux homozygotes incomplets habituellement obtenus en sélection.

Selon KIMBER et RILEY (1963), chez les espèces à pollinisation croisée, il est probable qu'un matériel parfaitement homozygote présente une perte de vigueur équivalente à l'effet d'inbreeding ; de plus, il est possible, d'après ces auteurs, que la balance génétique et l'uniformité phénotypique d'une population allogame et par conséquent hétérozygote, soient détruites par une homozygotie totale et que cela entraîne un accroissement inattendu de la variabilité.

En réalité, on ne peut apprécier l'intérêt, pour l'amélioration des espèces, de la diploïdisation des haploïdes qu'en fonction des rares exemples connus de son utilisation. CHASE (1952) a obtenu, par diploïdisation spontanée sectoriale de maïs haploïdes, des lignées homozygotes dont THOMPSON (1954) a étudié ensuite les valeurs hybrides, et les rendements ; il les compare avec ceux des lignées obtenues par autofécondations répétées à partir du même matériel et ne constate aucune différence significative entre les lignées des deux types. Chez les espèces polyploïdes, des travaux comparables ont été rapportés : BEASLEY (1940), puis ROUX et CHIRINIAN (1959), chez diverses espèces de *Gossypium* ont provoqué artificiellement la diploïdisation sectoriale de plantes haploïdes et en ont tiré des lignées homozygotes qui, selon BEASLEY, sont plus uniformes que les lignées commerciales pour les caractères extérieurs et la qualité de la fibre, et d'excellente qualité agronomique.

Ces exemples permettent de penser que l'obtention d'individus totalement homozygotes peut être intéressante, au moins chez certaines espèces. Il ne paraît donc pas déplacé de tenter sur l'Asperge, compte tenu de ses particularités biologiques, une expérience du même ordre. Toutefois, il faut remarquer que chez le Maïs et le Coton, l'utilisation d'haploïdes vient en complément à une sélection déjà avancée par les méthodes habituelles, alors que chez l'Asperge nous la considérons comme une base de travail destinée à apporter, à elle seule, une solution aux problèmes de l'amélioration de l'espèce. Or, nous avons vu que cette méthode conduit instantanément à un matériel fixé et que le travail de sélection intervient seulement après la fixation.

Dans ces conditions, il est indispensable que le matériel fixé soit suffisamment

(1) Un haploïde est un individu sporophytique portant le nombre gamétique de chromosomes (BURNHAM, 1962).

abondant et varié pour permettre des options, c'est-à-dire que nous disposions d'un grand nombre d'haploïdes d'origines diverses, d'où sera tirée une gamme variée d'individus homozygotes parmi lesquels les meilleurs seront seuls retenus. Au cours de cette sélection tardive, un homozygote aura d'autant plus de chances d'être choisi qu'il aura été obtenu à partir d'un haploïde porteur de gènes favorables. En recherchant les haploïdes parmi les descendances de plantes remarquées pour leurs qualités (et qui présentent probablement en de nombreux *loci*, mais à l'état hétérozygote, des gènes favorables) on peut espérer trouver des haploïdes portant plusieurs de ces gènes, ce qui constituerait un effort préliminaire de sélection.

Le travail que nous avons entrepris est pour ces diverses raisons, centré sur la recherche et la diploïdisation d'haploïdes, à partir de matériels aussi divers et aussi intéressants que possible.

I. — ÉTUDE DES HAPLOÏDES

On pourrait, pour distinguer les individus haploïdes des individus diploïdes, envisager l'utilisation de gènes marqueurs, comme chez le Maïs (CHASE, 1949). Une publication de RANDALL et RICK (1945) mentionne le caractère « absence d'anthocyane dans les plantules » comme monofactoriel récessif. S'il en était ainsi, en pollinisant une femelle non anthocyanée par un mâle anthocyané homozygote, on devrait obtenir une descendance entièrement anthocyanée à l'exception des haploïdes d'origine maternelle qui seraient alors repérables par leur coloration claire. Mais nous avons eu l'occasion de vérifier, sur notre matériel, que l'absence d'anthocyane peut aussi résulter d'un autre facteur, en apparence dominant, qui pourrait être le gène I^p inhibiteur de la production d'anthocyane, décrit par HEPLER et *al.* (1957). Dans ces conditions, l'absence de couleur rouge ne saurait être considérée comme un caractère monofactoriel récessif ni utilisée pour le repérage phénotypique des haploïdes.

Jusqu'à maintenant, nous avons recherché les haploïdes surtout parmi les plantes issues de graines polyembryoniques. Cette recherche s'inspirait, à l'origine, de la publication de RANDALL et RICK (1945). Ces auteurs, ayant rencontré chez l'Asperge de nombreuses plantules jumelles, virent dans cette espèce un matériel convenable pour l'étude de la nature et de l'origine de la polyembryonie et mentionnèrent parmi leurs résultats l'existence d'individus haploïdes dans les couples de jumeaux.

A. — ORIGINES POSSIBLES DES HAPLOÏDES

Le développement d'haploïdes (qui se produit forcément à partir d'une cellule non fécondée du gamétophyte) nécessite probablement une certaine stimulation, sans doute de nature chimique, liée à la pénétration du tube pollinique dans l'ovaire (GUSTAFSSON, 1939 ; VAN OVERBEEK et *al.*, 1941).

1. *La polyembryonie*

Il ressort des travaux effectués sur diverses espèces que, dans les conditions naturelles, l'existence d'individus haploïdes est fréquemment liée aux cas de polyembryonie.

Des couples de plantules jumelles constitués d'un haploïde et d'un diploïde ont été signalés pour la première fois en 1933 par RAMIAH sur *Oryza* et par KAPPERT sur *Linum*. L'origine la plus couramment admise pour ce type de couple est le développement apogamique d'une synergide ou d'une antipode parallèlement à celui de l'oosphère normalement fécondée ; ce processus a été observé cytologiquement par KAPPERT sur Lin et par COOPER (1943) sur *Lilium*. Selon MAHESHWARI (1945) le développement apomictique d'une cellule du sac embryonnaire serait l'origine la plus vraisemblable et la plus fréquente des cas de polyembryonie produisant des plantes haploïdes ou polyploïdes.

Diverses autres hypothèses non démontrées mais vraisemblables ont été émises concernant l'origine des couples haploïde-diploïde :

— développement parthénogénétique de l'oosphère et fécondation d'une synergide (ce qui n'apporte aucune modification par rapport à l'hypothèse précédente quant à la constitution génétique des deux partenaires (KIHARA, 1936 ; YAMAMOTO, 1936).

— naissance d'un embryon diploïde à partir d'une cellule de l'albumen non fécondée et développement parthénogénétique de l'oosphère en embryon haploïde (JEFFREY et HAERTL, 1939) sous l'effet de la seule présence du tube pollinique dans le sac embryonnaire avec dégénérescence des noyaux mâles (cette dernière hypothèse devrait pouvoir être vérifiée en fonction de l'homozygotie totale que présenterait alors la plante diploïde).

— un processus entièrement différent des précédents serait la production de deux plantes jumelles à partir d'oosphères situées dans deux sacs embryonnaires différents ; lorsque le sac supplémentaire a pour origine un deuxième mégasporocyte formé dans le même nucelle, ou bien une mégaspore-sœur non dégénérée, il est haploïde ; son développement parthénogénétique pourrait être déclenché par les mêmes agents chimiques qui activent le sac normal dont il n'est séparé, selon CHAPMAN (1933) que par deux ou trois assises cellulaires ; l'embryon qui en dérive est alors haploïde ; lorsque le sac supplémentaire se développe aposporiquement à partir d'une cellule du nucelle, il est diploïde et ENGELBERT (1941) a pu observer cytologiquement chez *Poa arctica* R. BR. qu'une telle situation pouvait aboutir à la formation d'un couple haploïde-diploïde sans qu'aucune fécondation n'intervienne, les embryons jumeaux provenant alors du développement parthénogénétique des deux oosphères de niveaux de ploïdie différents.

La constatation *de visu* de l'existence de plusieurs sacs embryonnaires ou du développement de plusieurs cellules d'un même sac n'est possible que dans des cas isolés, généralement aléatoires, et ne peut être ni reproduite, ni transposée à d'autres espèces. Dans la plupart des cas, elle ne peut conduire qu'à des hypothèses.

Les renseignements que pourraient fournir des études fondées sur l'utilisation de gènes marqueurs permettraient de préciser génétiquement quelle part prennent les noyaux mâles dans l'apparition d'embryons multiples dans l'ovule. C'est ce qu'ont tenté de faire successivement KAPPERT (1933) sur Lin, RAMIAH et *al.* (1933) sur Riz, SKOVSTED (1939) sur Luzerne, SILOW et STEPHENS (1944) sur Coton et RANDALL et RICK (1945) sur Asperge. Ces études ont apporté des renseignements intéressants concernant divers types de polyembryonie chez ces espèces mais n'ont pas permis de préciser l'origine exacte des individus haploïdes qui, jusqu'à nouvel ordre, doivent

être considérés, lorsqu'ils sont issus de graines polyembryoniques, comme résultant du développement apomictique d'une cellule du sac embryonnaire normal, ou d'un sac supplémentaire.

2. *L'apomixie non gémellaire*

Elle constitue une source d'haploïdes non négligeable dans les graines monoembryonnées. On ne peut s'abstenir, à ce propos, de souligner les deux aspects de l'apomixie aboutissant à un unique embryon haploïde.

a) *La gynogenèse* (1).

Elle résulte probablement soit d'une dégradation partielle (accidentelle ou provoquée) du noyau du gamète mâle, soit d'une incompatibilité initiale entre les chromosomes des deux gamètes.

Ainsi, à l'occasion de pollinisations par des pollens altérés ou de croisements interspécifiques entraînant une très forte létalité, une stimulation de l'oosphère peut se produire, avec apparition de plantules haploïdes de type maternel. Des haploïdes ont ainsi été obtenus chez divers genres (IVANOV, 1938).

Chez l'Asperge, les recherches que nous avons entreprises systématiquement sur des graines à un seul embryon ont montré que ce matériel ne se prête pas à la recherche d'haploïdes : sur 1 000 graines examinées, une seule contenait un embryon haploïde.

b) *L'androgenèse* (2).

Bien que les haploïdes androgénétiques paraissent extrêmement rares, ils constituent un élément intéressant en ce sens qu'à l'inverse des haploïdes issus de graines polyembryoniques ou résultant de gynogenèse (qui ont une origine strictement maternelle), ils portent un génotype dont l'origine est entièrement paternelle et un cytoplasme maternel.

CHASE (1963) qui a utilisé ce type d'haploïde chez le Maïs pour transférer des génotypes variétaux sur un cytoplasme mâle-stérile évalue à 80 la fréquence de l'androgenèse chez cette espèce par rapport aux cas d'haploïdie d'origine maternelle.

Chez les autres espèces, on ignore avec quelle fréquence intervient ce phénomène car l'identification des individus androgénétiques (signalés seulement dans quelques cas isolés) nécessite l'utilisation de gènes marqueurs et ne peut donc être entreprise que dans des conditions précises : chez l'Asperge par exemple, on peut envisager de rechercher les haploïdes androgénétiques en utilisant comme parents mâles des individus homozygotes pour le facteur M, responsable de l'état staminé (SNEEP, 1953) ; les haploïdes porteurs d'étamines qui pourraient alors être éventuellement obtenus auraient forcément une origine paternelle. Cette recherche, si elle mérite d'être entreprise, implique cependant le repérage des plantes haploïdes de la descendance et, en l'absence de tout renseignement concernant la fréquence d'apparition de ces individus, ne paraît pas constituer un moyen de travail intéressant pour l'instant.

(1) Gynogenèse : pseudofertilisation dans laquelle le gamète mâle, bien qu'il pénètre dans l'oosphère, ne la féconde pas, de sorte que le développement ultérieur est parthénogénétique (KNIGHT, 1948).

(2) Androgenèse : parthénogenèse mâle ; développement d'une oosphère dont le noyau dégénère dès la fécondation de sorte que l'individu produit possède seulement les chromosomes paternels et est typiquement haploïde (KNIGHT, 1948).

3. *La culture d'anthères*

Les résultats fort encourageants obtenus par GUHA et MAHESHWARI (1966) sur *Datura innoxia* MILL., montrent qu'il est possible, dans certaines conditions, d'obtenir des embryoïdes haploïdes en cultivant en conditions stériles des étamines mûres. Cette technique nouvelle de culture de cellules, si elle pouvait être mise au point sur *A. officinalis*, permettrait d'obtenir, à partir d'étamines prélevées sur des plantes hautement hétérozygotes, des haploïdes de constitutions génotypiques différentes. Elle présenterait donc un intérêt considérable pour nos recherches. Les possibilités d'adaptation de la méthode à d'autres genres que *Datura* sont actuellement étudiées et ont déjà donné des résultats positifs chez certains *Nicotiana* (BOURGIN et NITSCH, 1968) mais le problème de la culture d'étamines chez *A. officinalis* n'est pas encore résolu.

C'est pourquoi nos recherches d'individus haploïdes spontanés se limitent pour l'instant au matériel polyembryonique.

B. — MATÉRIEL ET MÉTHODES DE RECHERCHE DES HAPLOÏDES

Les premiers travaux ont commencé en 1963 et les premiers haploïdes ont été isolés en fin d'année 1963. Le matériel végétal utilisé au départ était un stock de graines tout-venant d'une population commerciale de type *Argenteuil*. Par la suite, des lots d'origine connue ont été employés et les recherches n'ont plus porté que sur des descendances de plantes dont l'intérêt avait pu être préalablement constaté. Toutes appartiennent au type *Argenteuil*. Les méthodes employées ont été mises au point pour permettre l'examen de nombreuses graines avec le minimum de moyens et le maximum d'efficacité.

1. *Recherche de graines polyembryoniques*

a) *Sur graines germées.*

On fait germer des graines et on isole celles qui portent deux racines. Il est nécessaire de travailler sur des effectifs très importants. La germination est toujours échelonnée en raison de l'hétérogénéité des lots de graines, ce qui nécessite plusieurs examens successifs. Les graines portant deux racines sont isolées, sur papier buvard, en boîte de Petri, et placées en étuve à 25°C. Les autres sont remises en germination car il arrive que les deux embryons ne germent pas simultanément. On procède à un examen quotidien jusqu'à germination de l'ensemble du lot.

b) *Sur graines non germées.*

On utilise une méthode inspirée des procédés courants de délintage du Coton. Les graines sont immergées dans l'acide sulfurique pur pendant 5 à 6 minutes puis rapidement égouttées et frottées énergiquement entre deux morceaux de toile grossière. Le tégument attaqué par l'acide est partiellement déchiré et arraché au cours de cette manipulation qui doit se faire rapidement. Les graines sont immédiatement rincées à l'eau courante afin d'arrêter l'action de l'acide sulfurique. A ce stade, l'albumen dénudé est translucide et laisse voir par transparence un ou deux (ou plusieurs) embryons. Le repérage des graines à deux embryons se fait par examen d'une couche de graines sur fond noir sous éclairage. Les graines ainsi triées sont séchées à l'air et peuvent ensuite être stockées pendant quelques semaines avant d'être utilisées à la recherche des haploïdes.

c) *Discussion.*

La deuxième méthode permet la constitution de « réserves » de graines polyembryoniques disponibles à tout moment alors que la première nécessite l'examen des graines gémellaires dès leur repérage après germination. D'autre part, par le procédé à l'acide, peut être appréciée la fréquence des graines polyembryoniques alors que la première méthode ne permet de mesurer que la fréquence des embryons multiples susceptibles de germer.

Par contre, avec les graines traitées à l'acide sulfurique, la germination en vue de la recherche des haploïdes est délicate et ne réussit bien qu'en conditions stériles. Les tubes stériles, ensemencés chacun avec une graine, sont placés en étuve à 25°C et la germination se produit rapidement (en 4 à 8 jours) mais seulement sur une partie des graines (environ 40 p. 100). L'abaissement du taux de germination est sans doute dû au traitement par l'acide qui peut endommager les embryons situés trop près de la surface de l'albumen.

2. *Recherche des haploïdes parmi les graines polyembryoniques*

a) *Recherche sur méristèmes radicaux.*

Sur les graines polyembryoniques germées, on prélève ensemble les extrémités des racines (2 en général, quelquefois 3 ou 4). On prend soin de noter la correspondance entre un couple de racines et la graine d'où il provient. Chaque couple de racines subit les traitements successifs suivants :

Prétraitement : solution d'hydroxy-8-quinoléine à 290 mg/litre (3 heures).
Fixation : alcool acétique 3-1 (1 heure au moins).
Rinçage à l'eau distillée (temps égal à celui de la fixation).
Macération : alcool chlorhydrique 4-1 (1 heure).
Rinçage à l'eau distillée (1 heure au moins).

Les examens en grande série sont facilités par l'emploi de la coloration dite « à la nigrosine acétique » inspirée de la technique pratiquée au laboratoire de Contrôle variétal de la Station d'Essais de Semences pour les dénombrements en série des chromosomes de Betterave.

Préparation du colorant :

Lackschwarz extra (1) Bayer.....	4 g
Acide acétique	50 cm³
Eau distillée.....	50 cm³

Porter à ébullition pendant 3 à 4 minutes. Filtrer après refroidissement.

La coloration obtenue n'est pas parfaitement propre mais elle fait ressortir les chromosomes en noir intense sur fond gris clair et permet leur repérage rapide.

La préparation d'une lame demande très peu de temps et permet, lorsque les mitoses sont nombreuses, d'examiner un méristème en quelques minutes.

La recherche d'haploïdes consiste avant tout à s'assurer que toutes les mitoses « lisibles » présentent 10 chromosomes. Les méristèmes présentant une ou plusieurs mitoses ayant plus de 10 chromosomes sont considérés comme « non haploïdes » et les graines correspondant à ces méristèmes sont éliminées immédiatement (2).

b) *Contrôle sur plantules.*

La graine correspondant à un méristème supposé haploïde est plantée en godet dans la serre. Elle est porteuse de deux embryons. Lorsque les deux plantules se développent, nous ignorons laquelle est présumée haploïde.

La détermination doit pourtant être faite rapidement afin d'éviter que la plantule diploïde n'exerce sur sa jumelle une compétition trop importante qui risquerait d'entraîner la mort de celle-ci. Il semble en effet que le développement d'un haploïde dans les conditions gémellaires soit freiné par celui du diploïde. Parfois même, l'haploïde ne se développe pas au-delà de la germination. Dans ce cas, une seule tige apparaît dans le godet et la vérification de son stock chromosomique montre qu'elle est diploïde. Dans d'autres cas, le départ en végétation est très lent si bien que la tige de l'haploïde est à peine sortie de terre lorsque son jumeau mesure 6 à 7 cm de haut. De façon générale, la plantule haploïde est presque toujours plus petite que sa jumelle. Il est donc probable, lorsque deux tiges d'inégale longueur poussent à partir d'une graine polyembryonique que la plus haute est celle de la plante diploïde. On le vérifie en prélevant son bourgeon terminal. Cette opération, en général, n'est pas mortelle pour une plantule d'Asperge : le plus fréquemment elle induit la ramification de la tige principale dont la croissance peut alors se poursuivre. Toutefois, il serait imprudent de la pratiquer sur une jeune plante haploïde chétive dont les chances de survie sont inconnues *a priori*. Le bourgeon de la plante la plus grande est examiné selon une technique identique à celle qui est utilisée pour les racines. La vérification du nombre de chromosomes permet de s'assurer qu'il s'agit bien de la plantule diploïde.

(1) Le produit « Lackschwarz » est employé de préférence à la nigrosine car il donne des résultats identiques et est moins coûteux.

(2) Lorsqu'un méristème paraît présenter plus de 20 chromosomes, la graine correspondante est toutefois conservée pour vérification ultérieure de son niveau de ploïdie.

Rarement l'haploïde est aussi grand que son jumeau. Dans ce cas, on peut, sans inconvénient, prélever le bourgeon terminal de l'une des plantules au hasard car les dangers présentés par cette ablation sont minimes pour une plante haploïde lorsqu'elle présente une vigueur comparable à celle du diploïde jumeau.

Dans certains cas très rares, on a affaire à des triplets. Le prélèvement des bourgeons terminaux se fait alors selon les hauteurs relatives des trois plantes, sur la plus grande, ou sur les deux plus grandes, selon le cas.

Après avoir déterminé par dénombrement chromosomique quelle est la plante diploïde d'une paire, on procède à sa suppression. La plantule restante, remise en terre et, débarrassée de toute concurrence, se développe ensuite avec une vigueur très variable selon les cas. Sa croissance est favorisée par un apport quotidien de solution nutritive du commerce. Dès qu'elle compte deux ou trois tiges, on peut sans inconvénient prélever l'un de ses bourgeons pour vérifier le nombre de ses chromosomes. C'est seulement après cette vérification que l'on peut confirmer qu'il s'agit d'un haploïde.

C. — Résultats obtenus

1. *Fréquences observées*

Pour les cas d'haploïdie comme pour ceux de polyembryonie, il faut distinguer la fréquence réelle et la fréquence observable.

a) *Polyembryonie.*

L'observation, après traitement à l'acide sulfurique, de différents lots comportant, en tout, environ 750 000 graines permet d'établir que la polyembryonie existe dans notre matériel avec une fréquence réelle moyenne de 3 p. 1 000 (nous avons noté des taux variant de 0,8 p. 1 000 à 14,4 p. 1 000 selon les lots) tandis que la proportion de graines polyembryoniques observée par germination de lots comparables, et appréciée sur un total d'environ 2 500 000 graines s'élève à 2,2 p. 1 000 en moyenne (avec des variations selon les lots de 0 à 4,6 p. 1 000). Il est vraisemblable qu'une partie des embryons jumeaux ne germe pas et que le taux réel de polyembryonie est un peu supérieur à celui que l'on peut estimer par l'examen des graines germées.

En se référant aux appréciations fournies par Randall et Rick (1945), on constate que la fréquence moyenne de polyembryonie observée par ces auteurs (0,95 p. 100) est très supérieure à celle que nous avons observée (2,2 p. 1 000) et qu'en particulier le chiffre de 3,54 p. 100, cité à propos d'un lot commercial de type *Argenteuil*, n'a jamais été atteint parmi nos populations (il dépasse très largement notre maximum de 14,4 p. 1 000 obtenu exceptionnellement sur une plante isolée d'un lot commercial).

b) *Haploïdie.*

Aucune méthode ne permet à notre connaissance d'apprécier la fréquence « réelle » d'haploïdie. On peut toutefois penser que les embryons haploïdes en raison de l'unicité de leur stock chromosomique ne sont pas toujours capables de se développer. Dans ce cas, la graine polyembryonique ne présente, lors de sa germination, qu'une seule racine (celle de la plantule diploïde). Elle est considérée comme une graine normale et échappe à nos dénombrements. Ces non-germinations d'haploïdes pourraient être en partie responsables du léger écart observé entre les proportions de graines polyembryoniques obtenues par les deux méthodes de prospection exposées plus haut. Il est difficile de chiffrer les taux d'haploïdie pour 1 000 graines polyembryoniques car, le

plus souvent, les lots sur lesquels nous travaillons correspondent chacun à la descendance d'une plante et ne comptent guère que quelques paires d'embryons jumeaux observables.

En divisant les lots les plus riches en séries de 10 graines polyembryoniques consécutives examinées, on peut tester l'ajustement à la loi de Poisson de la distribution des haploïdes parmi ces graines (tabl. 1).

TABLEAU I

Ajustement à la loi de Poisson de la distribution des haploïdes parmi les graines polyembryoniques

1. Vérification de l'égalité approximative de la moyenne et de la variance des données

x_i Nombre d'haploïdes sur 10 graines polyembryoniques	n_i Effectifs observés	$n_i x_i$	$n_i x_i^2$
0	127	0	0
1	37	37	37
2	7	14	28
3	2	6	18
Totaux	173	57	83

$\bar{x} = 0{,}329$
$\sigma^2 = 0{,}372.$

2. Comparaison des fréquences observées et théoriques

x_i	Fréquence observée	Fréquence théorique
0	0,734	0,719
1	0,213	0,236
2	0,040	0,039
3	0,011	0,004
4	0	0,000

Il ressort clairement que l'hypothèse d'une distribution selon la loi de Poisson est vraisemblable.

Il semble donc que l'haploïdie soit un phénomène qui se manifeste de façon aléatoire dans les conditions naturelles.

Toutefois, il faut signaler le cas exceptionnel d'une plante qui a produit à elle seule 80 graines polyembryoniques (correspondant à un taux de polyembryonie de l'ordre de 5 à 6 p. 1 000) parmi lesquelles ont été isolés 11 haploïdes. Ce cas unique parmi plus de 100 plantes examinées correspond probablement à un individu présen-

tant une forte aptitude génétique à la production d'haploïdes. Il ne semble pas cependans que chez l'Asperge, il existe une liaison entre l'aptitude à la production d'haploïdes et de graines polyembryoniques : d'autres plantes à taux élevé de polyembryonie ont donné des haploïdes avec de très faibles fréquences (jusqu'à 0 haploïde pour 94 graines) et inversement, des plantes à faible taux de polyembryonie (1 p. 1000) peuvent fournir des proportions d'haploïdes très diverses (par exemple 3 haploïdes pour 11 graines ou 0 haploïde pour 12 graines).

Au total, sur plus de 3×10^6 graines, nous avons pu examiner 7 200 graines polyembryoniques qui ont fourni 129 haploïdes, soit un taux moyen de 17,9 haploïdes pour 1 000 graines polyembryoniques. Ce chiffre est comparable au 1,8 à 2 p. 100 que RANDALL et RICK (1945) ont établi sur des effectifs moindres.

Parmi les 129 cas d'haploïdie observés, 12 correspondent à 6 couples d'haploïdes issus soit d'une même paire (dans 5 cas), soit d'un triplet (groupe de 3 embryons) sous la forme 1 diploïde-2 haploïdes. Dans les 117 autres cas, il s'agit de paires 1 diploïde-1 haploïde.

c) *Polyploïdie.*

A l'occasion de nos observations, nous avons aussi rencontré des triploïdes et des tétraploïdes. Le dénombrement de ces polyploïdes parmi les graines polyembryoniques n'a été fait systématiquement que sur une partie de notre matériel et conduit aux taux moyens suivants :

triploïdes	30 p. 1 000
tétraploïdes	10 p. 1 000

Une évaluation de fréquence parmi 1 000 graines à un seul embryon a conduit à des proportions beaucoup plus faibles :

triploïdes	2 p. 1 000
tétraploïdes	2 p. 1 000

Les aneuploïdes n'ont pas été identifiés en raison des pertes de temps considérables qu'occasionnerait le dénombrement exact de nombreux chromosomes au cours d'une recherche dont le but est la détection des haploïdes : on reconnaît facilement un méristème à 10 chromosomes alors que la détermination précise d'un nombre de chromosomes voisin de 20 est plus délicate.

2. *Caractères phénotypiques des individus haploïdes*

a) *Viabilité.*

Le développement des haploïdes est souvent difficile.

Au cours de nos travaux, nous avons observé 27 cas de mort rapide des plantules (sans sortie de tigelle) ce qui représente la perte de 21 p. 100 des plantes présumées haploïdes. Il paraît impossible de savoir combien de ces plantes auraient pu survivre si elles n'avaient pas été soumises à la concurrence éliminatoire de la plantule jumelle pour l'utilisation des réserves de la graine.

Cette concurrence se fait encore sentir au-delà du repiquage car les plantules vivent pendant quelque temps aux dépens de l'albumen : celle qui est présumée haploïde connaît une période difficile jusqu'à l'ablation de sa jumelle, période au cours

de laquelle elle développe lentement une tige souvent grêle et courte tandis que la plantule diploïde croît rapidement. Il faut donc procéder le plus tôt possible à la séparation des deux plantules.

Aussitôt après, la plantule haploïde est replantée : libérée de toute compétition externe, elle peut accélérer son rythme de croissance. Cependant il arrive qu'elle reste faible, ne parvienne pas à surmonter le repiquage et meure quelques jours après la suppression de sa jumelle. Nous avons observé 37 cas de mortalité de ce type (au cours du premier mois qui suit la levée), ce qui correspond à la perte de 28 p. 100 des plantes présumées haploïdes. Au total, environ 50 p. 100 des haploïdes mis en évidence par nos dénombrements chromosomiques ont disparu au cours du premier mois qui a suivi leur dépistage, de sorte que notre collection compte actuellement 62 haploïdes vivants.

Lorsque la plante franchit le cap du repiquage, elle émet sa seconde tige dans le courant du mois suivant. On peut alors la considérer comme définitivement viable.

Nous n'avons jamais observé de cas de mortalité autres qu'accidentels au-delà du deuxième mois.

RANDALL et RICK (1945) qui signalent avoir trouvé 10 haploïdes ne donnent aucun renseignement sur leur viabilité.

HUNTER (1953) signale que les 2 haploïdes jumeaux obtenus sur 21 graines polyembryoniques ont vécu plusieurs années.

b) *Morphologie.*

Chez la plupart des espèces où des haploïdes ont été observés, les auteurs s'accordent généralement pour considérer que le type haploïde est une reproduction réduite du type diploïde (IVANOV, 1938) (1).

Avant d'aborder la question de la morphologie des haploïdes chez *A. officinalis*, il faut rappeler l'extrême variabilité qui caractérise l'espèce pour tous les caractères (THÉVENIN, 1967). Cette hétérogénéité se retrouve au niveau haploïde de sorte qu'il est aussi difficile de considérer « l'ensemble des haploïdes » que « l'ensemble des diploïdes » ou de comparer un haploïde quelconque avec un diploïde quelconque tiré de la même population.

Les conditions de milieu jouent d'autre part un rôle capital dans le développement des plantes et modifient largement leur aspect phénotypique. A ce propos, il faut signaler que, pour contrôler toute diploïdisation spontanée qui pourrait éventuellement intervenir sous l'effet des conditions externes, des vérifications du nombre chromosomique sont effectuées périodiquement sur l'ensemble de la collection, environ deux fois par an. Aucun doublement spontané n'a été observé.

Les observations phénotypiques portent sur des plantes âgées de 2 à 3 ans, élevées en serre chaude (16 heures de jour à 28° C + 8 heures de nuit à 18-20° C) avec, dans la journée, un complément de lumière artificielle de 1 000 à 1 500 lux et une hygrométrie de 70 à 80 p. 100 contrôlée par humidostat.

(1) Toutefois, VASILYEV (1936) signale que chez *Triticum durum* DESF., des haploïdes peuvent avoir la même hauteur que les diploïdes ; GAINES et AASE (1926) chez *Triticum compactum* HOST. ne trouvent aucune différence morphologique entre haploïdes et diploïdes.

Hauteur.

Parmi les plantes haploïdes de notre collection, quelques-unes sont toujours restées basses (environ 0,60 m). Leurs tiges sont grêles (quelques millimètres de diamètre) et peu nombreuses (5 à 6).

Par contre, quelques autres ont atteint une hauteur équivalente ou supérieure à celle de plantes diploïdes du même âge. Elles ont des tiges vigoureuses de diamètre voisin de 10 mm, souvent nombreuses (jusqu'à 10 tiges) et hautes de 1,50 m à 2 m.

La plupart des plantes sont moyennement développées, leurs tiges n'excèdent pas 0,90 m à 1,20 m de haut et 5 à 6 mm de diamètre. Les tiges sont en nombre très variables selon les plantes et parfois très nombreuses (jusqu'à 30 tiges).

Système radiculaire.

Il semble, en général, pour les plantes en pots, élevées en serre, que la hauteur des tiges soit liée à l'importance du système radiculaire (étant entendu que ce dernier n'est jamais entravé par les dimensions du pot dans lequel la plante est cultivée, ce qui nous amène tous les 4 à 6 mois environ à placer les plantes vigoureuses dans des pots plus grands). Pour le système radiculaire, comme pour les tiges, on constate une grande variabilité d'un haploïde à l'autre de sorte que, chez certains individus vigoureux le volume de l'appareil souterrain paraît comparable et parfois supérieur à celui de plantes diploïdes.

Cladodes.

Les organes assimilateurs qui, chez le genre *Asparagus* sont des cladophylles ou cladodes, se présentent chez *A. officinalis* sous forme d'aiguilles plus ou moins flexueuses ; dans des conditions de culture données, la longueur des cladodes varie avec la plante considérée et, pour une plante donnée, avec le niveau d'implantation sur les rameaux. Chez les haploïdes, elle ne dépasse guère un centimètre dans la plupart des cas mais, pour ce caractère comme pour les précédents, la variabilité individuelle est grande (fig. 1). Il faut d'autre part remarquer que la longueur des cladodes ne paraît en aucune façon liée avec la hauteur des tiges ou leur diamètre.

En résumé, chez cette espèce, les différences génotypiques sont telles entre plantes qu'elles peuvent masquer les différences imputables au niveau de ploïdie. Ceci se traduit par l'existence de plantes haploïdes plus vigoureuses, ou à cladodes plus longs, que certaines plantes diploïdes de génotype différent.

On peut séparer les deux facteurs « génotype » et « niveau de ploïdie » en supprimant l'un d'eux : on éliminera le premier en comparant un haploïde avec son homologue diploïde.

Nous avons tenté cette comparaison sur 15 couples constitués par un haploïde et le diploïde homozygote correspondant ; nous avons constaté que le diploïde est toujours plus « vigoureux » (hauteur, nombre et calibre des tiges) que l'haploïde (fig. 2) et que la plupart du temps ses cladodes sont plus longs (fig. 3) ; dans un cas seulement sur 15, l'haploïde a présenté des cladodes très développés identiques à ceux du diploïde homologue (fig. 3 en haut). On peut considérer, finalement, que toutes conditions égales, et pour un génotype donné, l'état haploïde entraîne une réduction de l'ensemble de l'appareil végétatif, ce qui rejoint les observations faites sur les autres genres.

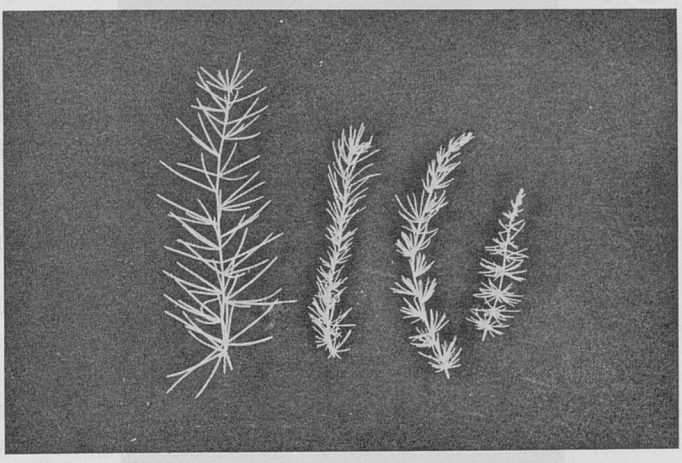


FIG. 1. — *Diversité de dimensions des cladodes chez quatre individus haploïdes* (× 0,44)

FIG. 2. — *Plantes diploïde et haploïde homologues* (× 1/20) à gauche $2n$, à droite n

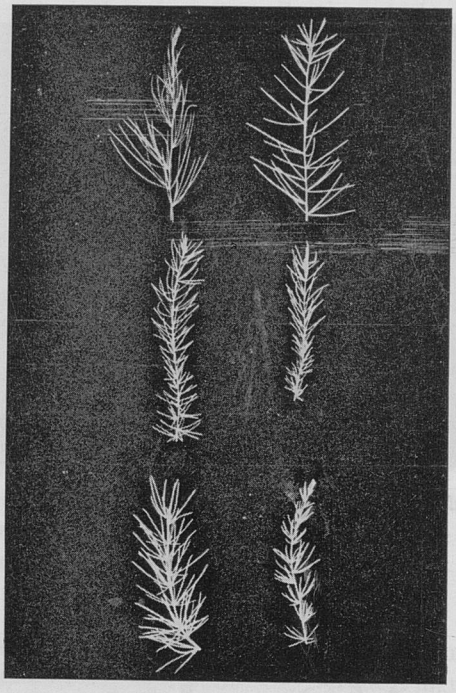


FIG. 3. — *Cladodes diploïdes et haploïdes homologues* (× 0,44) à gauche = $2n$ à droite = n

FIG. 4. — *Fleurs haploïde et diploïde homologues* (× 6,5) à gauche n à droite $2n$

En raison de l'hétérogénéité des populations, il ne saurait donc être question de reconnaître par la dimension de ses organes un individu haploïde parmi des diploïdes génotypiquement différents. Tout au plus pourrait-on distinguer le type haploïde de son homologue diploïde mais de telles associations n'existent pas dans les populations naturelles.

La recherche des haploïdes ne paraît donc pas possible actuellement par la voie des études macroscopiques.

c) *Études microscopiques.*

Il peut être intéressant de rechercher les haploïdes par des examens microscopiques plus rapides que le comptage des chromosomes. Chez divers genres (*Solanum, Gossypium, Beta*), on détermine le degré de ploïdie des euploïdes par la mensuration des cellules de garde des stomates ou par l'étude des chloroplastes contenus dans ces cellules.

Stomates.

Chez *A. officinalis*, nous avons mesuré les longueurs des cellules de garde des stomates de trois plantes haploïdes n° 517, 511 et 180-1 *a* et des diploïdes correspondantes.

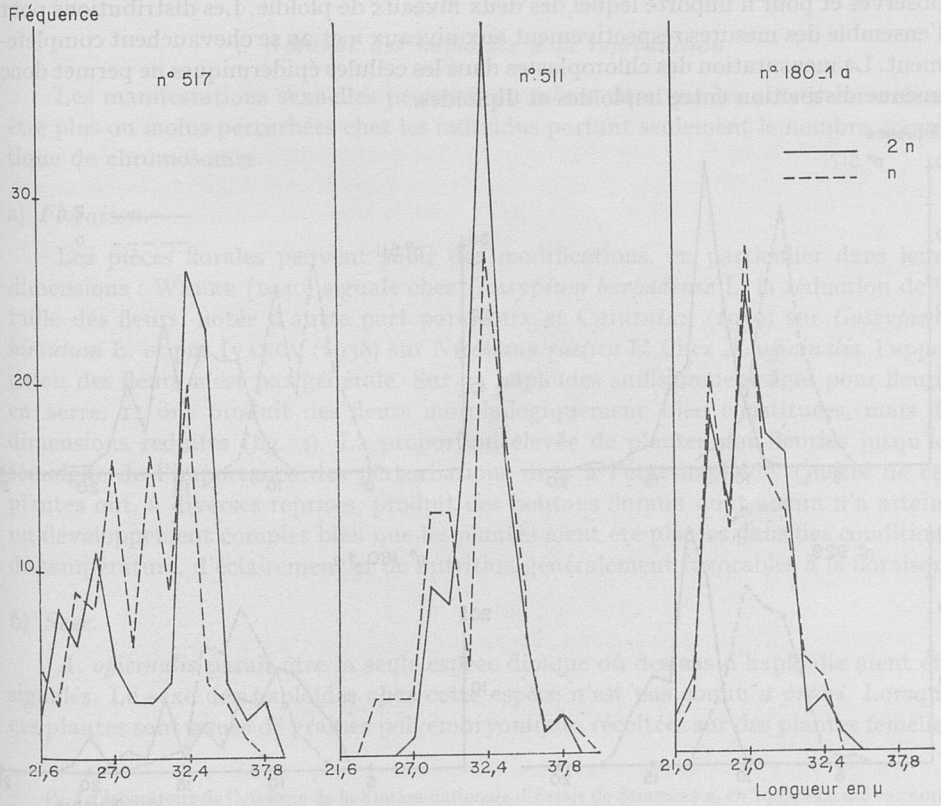


FIG. 5. — *Longueur des cellules de garde des stomates* (par génotype)

Pour cette étude, nous prélevons à l'extrémité des tiges, des lambeaux d'épiderme qui se détachent aisément. Le matériel est coloré directement au Lackschwarz. La figure 5 résume l'ensemble des observations et fait ressortir que, pour chaque génotype les cellules de garde ont des longueurs extrêmement variables aussi bien chez le diploïde (courbes en traits pleins) que chez l'haploïde (courbes en pointillés), et que, pour un génotype donné, les courbes correspondant aux deux degrés de ploïdie se chevauchent. Si l'on regroupe les données concernant les stomates des 3 plantes, le chevauchement des courbes, pour les individus respectivement haploïdes et diploïdes est complet.

Ces observations montrent que la longueur des stomates ne saurait être considérée comme un caractère discriminant, permettant le dépistage des haploïdes au sein d'une population diploïde ou l'appréciation du niveau de ploïdie de diverses plantes de même génotype.

Chloroplastes.

La coloration est réalisée selon la technique signalée par Essad et Touvin (1959) : montage dans une solution à 1 p. 100 de nitrate d'argent renforcée par un « révélateur photographique dur ».

La *mensuration* des chloroplastes dans des cellules épidermiques de l'extrémité de la tige conduit à des valeurs variant entre 4 et 9 μ pour chacun des trois génotypes observés et pour n'importe lequel des deux niveaux de ploïdie. Les distributions pour l'ensemble des mesures respectivement aux niveaux *n* et *2n* se chevauchent complètement. La mensuration des chloroplastes dans les cellules épidermiques ne permet donc aucune distinction entre haploïdes et diploïdes.

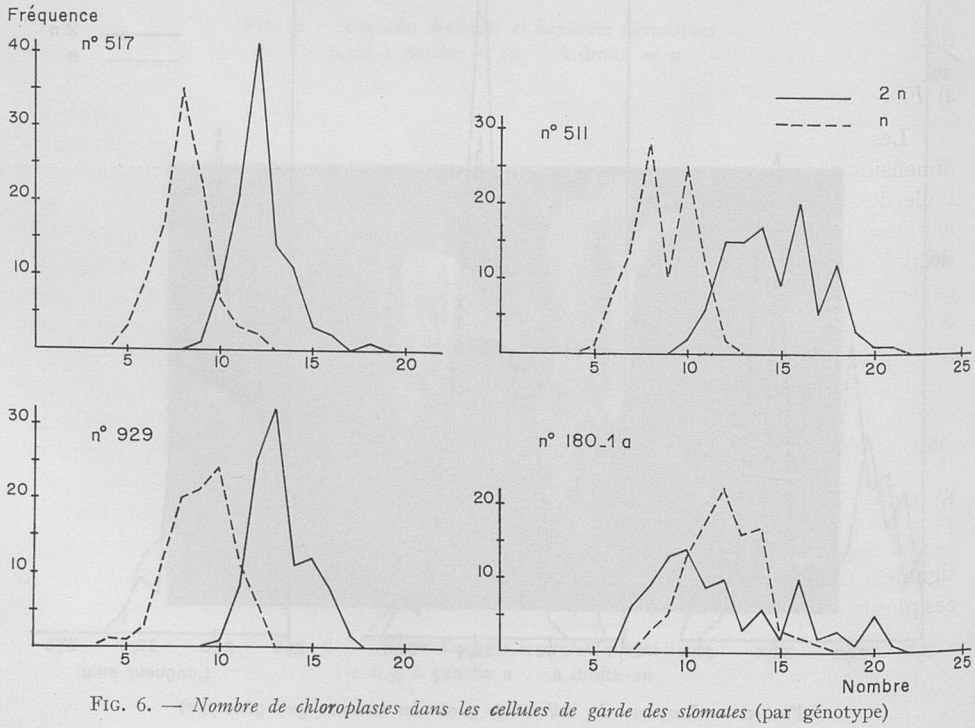


Fig. 6. — *Nombre de chloroplastes dans les cellules de garde des stomates* (par génotype)

La *numération* des chloroplastes dans les cellules de garde des stomates, considérée sur Betterave comme un procédé utilisable pour la détermination du niveau de ploïdie conduit à des résultats plus intéressants qui ont été étudiés sur 4 génotypes différents (nº 517, 929, 511 et 180-1 *a*) : pour les trois premiers, on constate chez les diploïdes une supériorité du nombre de chloroplastes par rapport aux haploïdes correspondants ; par contre, pour le quatrième, il n'apparaît pas de différences entre les nombres observés chez l'haploïde et chez le diploïde. Les représentations graphiques (fig. 6) des fréquences observées se chevauchent à peine pour les trois premiers et complètement pour le quatrième. On peut donc considérer que, dans certains cas seulement, ce caractère peut permettre de distinguer l'haploïde du diploïde correspondant. Mais d'un génotype à l'autre, la variation du nombre de chloroplastes est telle qu'elle provoque un important chevauchement des courbes de fréquences groupées par niveau de ploïdie. Il serait donc vain d'espérer utiliser le dénombrement des chloroplastes dans les cellules de garde des stomates pour repérer les haploïdes au sein des populations. Il apparaît finalement que le dénombrement des chromosomes est la seule technique cytologique permettant ce travail. Le principal inconvénient de cette méthode qui, par ailleurs, ne présente pas de grandes difficultés, est qu'elle exige la collaboration d'un personnel spécialement formé si l'on veut multiplier le nombre des observations (1).

3. *Aptitude des haploïdes à la reproduction*

Les manifestations sexuelles peuvent, au même titre que les autres caractères, être plus ou moins perturbées chez les individus portant seulement le nombre gamétique de chromosomes.

a) *Floraison.*

Les pièces florales peuvent subir des modifications, en particulier dans leurs dimensions : Weber (1940) signale chez *Gossypium barbadense* L. la réduction de la taille des fleurs, notée d'autre part par Roux et Chirinian (1959) sur *Gossypium hirsutum* L. et par Ivanov (1938) sur *Nicotiana rustica* L. Chez *A. officinalis*, l'apparition des fleurs n'est pas générale. Sur 33 haploïdes suffisamment âgés pour fleurir en serre, 11 ont produit des fleurs morphologiquement bien constituées, mais de dimensions réduites (fig. 4). La proportion élevée de plantes non-fleuries jusqu'ici témoigne de l'importance des perturbations dues à l'état haploïde. Quatre de ces plantes ont, à diverses reprises, produit des boutons floraux dont aucun n'a atteint un développement complet bien que les plantes aient été placées dans des conditions de température, d'éclairement et de nutrition généralement favorables à la floraison.

b) *Sexe.*

A. officinalis paraît être la seule espèce dioïque où des cas d'haploïdie aient été signalés. Le sexe des haploïdes chez cette espèce n'est pas connu *a priori*. Lorsque ces plantes sont issues de graines polyembryoniques récoltées sur des plantes femelles

(1) Le laboratoire de Cytologie de la Station nationale d'Essais de Semences a, en 1968, exécuté sur notre demande une importante série d'analyses de méristèmes de plantes jumelles, ce qui a permis d'enrichir de 29 unités vivantes notre collection d'haploïdes.

(déterminées, on l'a vu par le couple d'allèles *mm*), elles ne peuvent porter que le facteur *m* à l'état unique. Les onze individus dont nous avons observé la floraison ont produit exclusivement des fleurs femelles, ce qui confirme le déterminisme de ce sexe, non par la présence du facteur *m* à l'état homozygote, mais bien par l'absence du facteur M.

c) *Fertilité.*

Toutes les publications relatives à l'étude des haploïdes chez divers genres font unanimement état d'une stérilité importante ou totale de ces plantes, bien prévisible en raison des anomalies de méiose qu'entraîne l'unicité du stock chromosomique. Toutefois, il apparaît occasionnellement quelques graines sur les haploïdes de *Capsicum annuum* L. (Christensen et Bamford, 1943 ; Pochard, 1968) et de *Gossypium barbadense* (Endrizzi, 1966). Chez *A. officinalis*, la stérilité est presque totale : six des plantes productrices de fleurs morphologiquement normales ont produit quelques rares graines (de 1 à 5 par plante) après pollinisation par un pollen de plante diploïde ; les plantes issues de ces graines sont diploïdes et normales ; sur les autres haploïdes, aucune nouaison n'a été obtenue.

L'étude des méioses est rendue délicate en raison du sexe femelle des plantes haploïdes : l'étude de la division hétérotypique est à peu près irréalisable sur les rares mégasporocytes et celle des cellules-mères du pollen risque d'être perturbée du fait que les anthères des fleurs femelles sont vouées à l'avortement.

Chez les plantes ne donnant que des boutons avortés, aucune méiose n'est visible et il semble que l'avortement se produise avant le stade de la division hétérotypique.

Chez les plantes capables de produire des fleurs épanouies, les étamines montrent des divisions jusqu'à la télophase I (fig. 7) où l'on peut constater la présence de 10 univalents et la répartition inégale de ceux-ci entre les pôles. A la différence de ce que

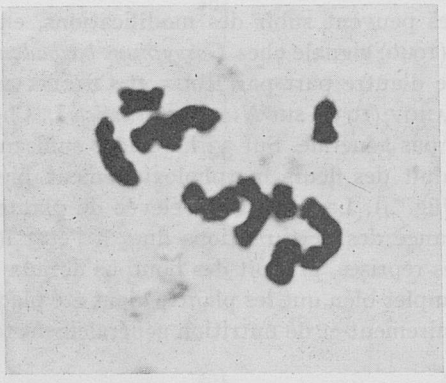


Fig. 7. — *10 univalents chez un haploïde* (Télophase 1) (× 2 450)

l'on observe couramment dans les étamines de plantes femelles diploïdes, nous n'avons jamais observé les étapes de la division II, mais nous ignorons si les divisions sont réellement bloquées après la télophase I par suite de l'état haploïde ou si, en raison de leur rareté, nous n'avons pas observé un nombre de fleurs suffisant pour rencontrer le stade « tétrades » observable chez les diploïdes. Chez quelques espèces, la division II se

produit pourtant malgré l'état haploïde : HUMPHREY (1934) signale avoir observé chez une Tomate haploïde la formation de sporades de tailles inégales après une ségrégation aléatoire à la division I observée dans la plupart des cas. De même HOLLINGSHEAD (1940) signale chez un haploïde de *Crepis* la formation en division II de micronuclei.

Chez l'Asperge, dans le cas des fleurs fertiles exceptionnelles citées plus haut, il est vraisemblable qu'une régulation de méiose s'est produite au niveau du mégasporocyte. La répartition 10-0 des chromosomes lors de la télophase I est peu probable (probabilité $= \frac{1}{1032}$; on peut expliquer l'apparition de gamètes normaux soit par la formation d'un noyau de restitution comme HUMPHREY (1934) en a observé dans quelques cas sur Tomate, soit plus simplement, par la suppression de la division réductionnelle, donnant naissance à des gamètes non réduits, comme en ont observés BELLING et BLAKESLEE (1927) sur *Datura* et LESLEY et FROST (1928) sur *Matthiola incana* L.

4. *Recherche d'haploïdes staminés*

L'étude de la méiose des haploïdes serait facilitée si nous disposions d'individus porteurs d'étamines non avortées. Chez l'Asperge, de tels individus ne peuvent avoir qu'une origine androgénétique s'ils sont obtenus parmi les descendants de femelles normales. Par contre, les plantes bisexuées, qui portent l'élément M responsable de l'état staminé, peuvent donner des haploïdes eux-mêmes porteurs de M (donc staminés) avec une probabilité de 0,5 ou de 1 selon que la plante-mère est du type M*m* ou MM.

Il est donc particulièrement intéressant de prospecter les descendances de plantes bisexuées. Pour l'instant, nous n'y avons trouvé que quelques dizaines de graines polyembryoniques. Un haploïde avait été isolé mais n'a pas vécu. Le travail se poursuit sur des effectifs plus nombreux de bisexués.

Le faible rendement en haploïdes obtenus à partir de graines polyembryoniques est une entrave certaine à la progression rapide des travaux : la nécessité, déjà soulignée, de disposer d'effectifs importants permettant ultérieurement un choix nous a incités à tenter d'accroître artificiellement la fréquence d'apparition d'haploïdes soit par induction directe, soit par sélection.

5. *Essais d'induction de l'haploïdie*

Bien que l'induction de l'haploïdie, tentée par divers procédés sur de nombreuses espèces ait rarement été couronnée de succès, elle a cependant réussi dans quelques cas isolés cités par IVANOV (1938), MAGOON et KHANNA (1963), KIMBER et RILEY (1963). Ces réussites pouvaient paraître encourageantes.

Les essais ont porté sur les pollinisations différées et sur divers traitements du pollen.

a) *Pollinisations différées.*

L'ovaire d'Asperge n'a qu'une faible longévité comme le montrent les chiffres du tableau 2 ; les pollinisations différées ne peuvent donc être utilisées pour induire l'haploïdie.

b) *Traitement du pollen par la chaleur.*

Quatre lots de pollen provenant de quatre plantes mâles différentes sont soumis, en étuve, à une température constante de 60° pendant 3 heures, puis utilisés à polliniser diverses femelles. Au total, sur 161 fleurs pollinisées, 16 baies se sont formées, soit 25 graines dont 13 ont germé. Aucun haploïde n'a été observé. Les témoins avaient donné, sur un total de 64 fleurs pollinisées, 50 baies soit 202 graines germant à 90 p. 100 environ et 0 haploïde.

TABLEAU 2

Effets de pollinisations différées sur la production de graines et l'apparition d'haploïdes

Délai d'application du pollen après l'épanouissement de la fleur femelle (en jours)	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de baies récoltées	Nombre de graines obtenues	Nombre d'haploïdes observés
0 (= témoin)	16	7	12	0
2	24	2	5	0
3	87	7	15	0
4	59	1	1	0
5	8	0	0	0

c) *Pollen irradié (rayons γ).*

Le pollen d'une plante mâle connue a été soumis à cinq doses différentes de rayons γ, puis appliqué à quatre femelles différentes (1). Sur l'ensemble des quatre familles, on observe les résultats groupés dans le tableau 3.

TABLEAU 3

Induction de l'haploïdie par un pollen soumis à diverses doses de rayons γ
(source de La Sablière)

Dose d'irradiation en rads	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de baies récoltées	Nombre de graines obtenues	Nombre de graines germées	Nombre d'haploïdes observés
Témoin (0)	97	61	250	51/60	0
1 300	103	70	207	27/60	0
8 000	128	55	151	123	0
15 000	77	49	50	6	0
25 000	128	9	3	**1**	**1**
50 000	126	1	0	0	0

Le chiffre **1**, en caractère gras, désigne l'unique graine ayant fourni un haploïde.

(1) Si les essais n'étaient conduits que sur une plante femelle unique, les haploïdes qui pourraient éventuellement apparaître, pourraient être dus à une tendance particulière de cette plante à l'haploïdie.

L'obtention d'un haploïde à partir de l'unique graine germée obtenue sur 128 fleurs pollinisées par un pollen irradié à 25 000 rads est un fait remarquable : on constate qu'au-delà de la dose 25 000 rads, nous n'obtenons dans nos essais aucune graine germée. La dose 25 000 paraît donc être la limite supérieure de l'irradiation du pollen chez *A. officinalis*, ce que confirme la proportion très faible de graines formées par rapport au nombre de fleurs pollinisées. Le fait que le seul embryon obtenu à cette dose soit haploïde laisse supposer que nous nous trouvons en présence de conditions particulièrement favorables à l'induction de l'haploïdie, à moins que la femelle pollinisée ne présente une aptitude particulière à la production d'haploïdes sans intervention de polyembryonie.

L'expérience a été reprise à la dose 25 000 rads avec le pollen de la même plante et avec celui d'autres plantes. Les divers pollens ont été appliqués sur plusieurs femelles différentes. De nombreuses baies se sont formées quelques jours après les pollinisations mais ces baies ne sont sans doute que la manifestation d'une stimulation probablement apportée aux ovaires par le pollen déposé sur le stigmate (Van Over-

TABLEAU 4

Fécondations obtenues avec divers pollens (1) *soumis à 25 000 rads* (γ)
(source de la Sablière)

Plante femelle pollinisée	Numéro de la plante mâle dont le pollen a été irradié				
	1	2	3	4	5
A	64-5-3-**1**				
B	28-0				
C	12-4-0	78-0			11-0
D	24-0				
E	21-1-1-0				
F	137-0	112-2-0	105-1-0	85-1-0	30-1-0
G	37-0	54-0	44-1-0	47-2-0	24-0
H		49-0			
J		14-0			
K		21-4-0			
L		9-0	61-2-0	76-2-0	
M					48-3-0

(1) Les numéros désignent chacun une plante ayant fourni du pollen, les lettres désignent les plantes femelles pollinisées. Dans chaque case figurent plusieurs chiffres qui désignent successivement le nombre de fleurs pollinisées, le nombre de baies récoltées, le nombre de graines obtenues, le nombre de graines qui ont pu germer.
Le chiffre **1**, en caractère gras, désigne l'unique graine ayant fourni un haploïde.

BEEK et *al.*, 1941). Au bout d'une quinzaine de jours, les fruits jaunissent et tombent. Ils ne contiennent que des ovules desséchés. De très rares baies se sont maintenues sur les diverses plantes femelles pollinisées. Du tableau 4, il ressort clairement que l'haploïde obtenu lors du premier essai était exceptionnel et que, dans la plupart des cas, l'irradiation à 25 000 rads modifie fortement les noyaux mâles.

Des doses plus faibles allant de 23 000 rads à 14 500 rads ont été appliquées dans des conditions expérimentales comparables. Ces essais ont permis de constater sur plus de 4 000 fleurs pollinisées que le rendement en graines aptes à la germination est très faible et le rendement en haploïdes nul. L'utilisation de pollen traité par les rayons γ n'apparaît donc pas comme une méthode intéressante pour induire l'haploïdie.

6. *Essais de sélection pour la tendance à l'haploïdie*

Chez diverses espèces, les tendances à la polyembryonie et à l'haploïdie sont considérées comme héréditaires. KAPPERT (1933) et CHASE (1949), respectivement chez le Lin et le Maïs ont montré que la polyembryonie est déterminée génétiquement et que la fréquence de ce caractère peut être accrue par sélection. CAMPOS et MORGAN (1960) ont constaté chez *Capsicum frutescens* WILD. l'influence du génotype maternel sur les taux de polyembryonie et d'haploïdie. Par ailleurs, selon COE (1959) le mâle utilisé joue également un rôle dans l'apparition des haploïdes chez le Maïs. Diverses autres études rejoignent ces conclusions et l'on peut se demander s'il en va de même chez *A. officinalis*.

Pour des raisons qui seront exposées plus loin, nous avons eu l'occasion d'observer les descendances de deux plantes homozygotes obtenues par doublement d'individus haploïdes trouvés dans des graines polyembryoniques. Ces descendances

TABLEAU 5

Dénombrement (1) *des cas de polyembryonie et d'haploïdie observés chez les descendances de 2 plantes homozygotes obtenues à partir d'haploïdes issus de graines polyembryoniques*

	♀ homozygote n° 517	♀ homozygote n° 511
1er croisement (F_1).....	260-4-0	337-9-0
1er rétrocroisement (R_1) ..	100-3-0	51-5-0
2e rétrocroisement (R_2) ..	40-3-0	132-4-0
3e rétrocroisement (R_3) ..	24-1-0	41-0
4e rétrocroisement (R_4) ..	38-1-0	

(1) Dans chaque case figurent 3 nombres :
1er nombre = nombre de graines examinées,
2e nombre = nombre de graines polyembryoniques,
3e nombre = nombre de plantules haploïdes.

résultent soit de croisements (désignés par F_1) entre une femelle homozygote et un mâle quelconque, soit de quatre rétrocroisements successifs à parent femelle homozygote constant, respectivement désignés par R_1, R_2, R_3, R_4.

Comme le montre le tableau 5, on observe dans ces descendances des fréquences de polyembryonie supérieures aux fréquences moyennes établies chez les populations non sélectionnées pour ce caractère.

On peut donc conclure que la tendance à la polyembryonie est héritable sans toutefois pouvoir tirer de ces dénombrements, effectués sur des effectifs faibles, des renseignements précis sur l'hérédité et le déterminisme de ce caractère.

Il faut, d'autre part, remarquer qu'aucun haploïde n'a été obtenu parmi les 30 graines polyembryoniques issues de ces descendances et qu'il est donc impossible d'émettre une quelconque appréciation concernant la nature génétique de l'aptitude à la production d'haploïdes chez *A. officinalis*.

L'ensemble de nos observations permet finalement de constater que, dans les populations d'Asperge, les individus haploïdes se rencontrent de façon exceptionnelle, de préférence parmi les couples de plantes jumelles, que nous ne disposons jusqu'ici d'aucun moyen pour en accroître la fréquence et que leur détection est possible seulement par dénombrement des chromosomes.

II. — RECHERCHE DU DOUBLEMENT DU STOCK CHROMOSOMIQUE

A. — Fragmentation

La transformation d'un haploïde en diploïde constitue l'étape la plus délicate de notre travail : les haploïdes sont un matériel trop précieux pour que l'on puisse se permettre de les perdre. La prudence nous interdit donc de tenter aucun traitement sur un individu lorsqu'il est représenté dans notre collection par un exemplaire unique. C'est pourquoi nous procédons toujours à la fragmentation préalable des griffes. La fragmentation des griffes haploïdes suit exactement le même processus que celle des diploïdes (Thévenin, 1967). Elle ne peut commencer que lorsque la griffe est suffisamment développée pour que deux ou plusieurs pôles se dessinent. Certains individus peuvent être fragmentés dès le troisième mois. Pour d'autres, il faut attendre parfois 18 mois. Ces différences ne paraissent pas liées à une plus ou moins grande rapidité de croissance qui n'a d'incidence que sur la fréquence des fragmentations ultérieures, mais plutôt à la conformation des rhizomes dont il est certain qu'elle diffère avec le génotype. Cette observation est également valable pour les diploïdes ; il paraît évident que, chez l'Asperge, les différences génotypiques entraînent des différences d'aptitude à la fragmentation.

B. — Méthodes et techniques de diploïdisation

Sur Asperge, aucun doublement d'haploïde n'a jusqu'ici été mentionné. Avec la méthode du traitement localisé à un secteur de rameau, telle que l'applique Beasley (1940) sur Coton, il est nécessaire de traiter tout rameau en voie de floraison que l'on veut utiliser comme diploïde. La séparation des sexes chez l'Asperge ne permet pas, comme chez le Coton, d'obtenir directement, à partir

d'un unique rameau diploïdisé, une lignée reproductible par graine. Une telle lignée ne pourra en effet être créée qu'à la suite d'opérations génétiques multiples (voir plus loin : « obtention des lignées», p. 357) nécessitant l'utilisation répétée du matériel diploïdisé, ce qui explique que nous ayons cherché à obtenir une diploïdisation plus complète des individus.

Le traitement sur graines est exclu puisque nous ne connaissons de façon certaine le niveau de ploïdie des individus présumés haploïdes que lorsqu'ils sont déjà à l'état de plantules.

La technique de traitement sur griffes n'a pu être mise au point directement sur des haploïdes, trop rares pour être sacrifiés à des études préliminaires. Il est évident que des essais de traitement sur diploïdes ne peuvent pas fournir d'indications précises sur la technique la mieux adaptée au traitement des haploïdes. Ils peuvent cependant permettre de dégrossir le problème et d'établir les limites supérieures des concentrations en produit mitoclasique et des durées de leur application, étant admis que les haploïdes présentent sans doute une fragilité plus grande que les diploïdes, donc une plus grande sensibilité au traitement.

Le seul produit testé est la colchicine, déjà utilisée avec succès sur graines d'Asperge par Braak et Zeilinga (1957) pour l'obtention de polyploïdes.

1. *Immersion sous barbotage*

Un essai préliminaire sur griffes diploïdes avec diverses concentrations de produit et diverses durées d'application a abouti à un résultat positif (6 tétraploïdes obtenus pour 8 diploïdes traités) en immergeant complètement les griffes pendant 6 heures dans une solution aqueuse de colchicine à 0,5 p. 100 ou 1 p. 100, aérée par barbotage.

A la suite de cet essai les premiers traitements sur fragments d'haploïdes ont été entrepris. Dès le début, est apparue l'importance de l'état végétatif des fragments traités. Le traitement d'un fragment fraîchement sectionné entraîne presque toujours sa perte. On peut supposer, pour expliquer la mortalité observée, que les blessures récentes de la griffe créent des zones plus sensibles à la toxicité du produit de traitement, ou que les griffes ne supportent pas les effets conjugués de deux traumatismes consécutifs : fragmentation et traitement. Quoi qu'il en soit, de meilleurs résultats sont obtenus si l'on attend la cicatrisation des blessures et l'apparition de nouvelles racines. L'âge des individus sur lesquels les fragments sont prélevés ne paraît pas avoir une incidence sur la réussite du traitement. (Il faut toutefois signaler que nous n'avons traité que des fragments de plantes âgées au maximum de 3 ans). On observe très souvent au cours de la semaine qui suit le traitement, le départ en végétation d'un ou de plusieurs bourgeons qui paraissent gonflés ou déformés et correspondent probablement à la multiplication désordonnée des cellules dans les apex qui présentaient lors du traitement le développement le plus avancé. Mais ce démarrage est rapidement stoppé et les pousses déformées se flétrissent. Dès lors commence la période d'attente dont la durée est le plus souvent de plusieurs mois. Le contrôle du doublement du nombre de chromosomes est ensuite effectué lorsque de nouvelles tiges apparaissent, c'est-à-dire lorsque la griffe entre de nouveau en activité. Le bourgeon terminal d'une tige est prélevé et examiné au microscope par la technique de l'écrasement au Lackschwarz.

L'absence de cellules diploïdes dans l'apex signifie l'échec du traitement.

Le présence de cellules diploïdes et haploïdes en mélange peut signifier une diploïdisation partielle qui, si elle concerne la couche L_2, permettra par la suite une gamétogenèse normale. Toutefois nous recherchons autant que possible, les apex ne présentant plus de cellules haploïdes, ce qui évite des doutes quant à la nature des assises doublées et permet de travailler plus sûrement.

Dans les cas les plus difficiles nous avons dû envisager de modifier la technique d'application de la colchicine : afin d'assurer une meilleure pénétration du produit dans les tissus de la griffe nous opérons sous vide partiel pour éliminer l'air contenu dans les tissus et le remplacer par la solution de colchicine.

2. *Immersion sous vide partiel*

L'appareil utilisé est une étuve (1) à vide Brewer-Houlier dans laquelle est placé le récipient contenant les griffes immergées dans la solution de colchicine. La dépression est établie et maintenue pendant un temps variable pour assurer la sortie de l'air et la pénétration de la solution dans les tissus ; puis la pression est rétablie lentement afin de ne pas détériorer les parois cellulaires ; le traitement peut ensuite être poursuivi sous barbotage à la pression atmosphérique.

Au cours des traitements effectués sur haploïdes, cette technique a subi diverses modifications visant à améliorer la proportion des doublements obtenus et à diminuer la mortalité. Une attention particulière a été apportée au rinçage, qui doit assurer l'élimination totale de la colchicine dès que le temps imparti à l'application du produit est écoulé : les griffes doivent être rincées abondamment ; pour chasser la colchicine des cellules, on peut effectuer un rinçage sous dépression dans l'eau.

(1) Bien que cet appareil offre des possibilités de chauffage, nous utilisons uniquement son aptitude à produire commodément une dépression contrôlée et travaillons toujours à température ambiante (environ 20°C). Une tentative de traitement à 30°C a entraîné une mortalité élevée.

Nous n'entrerons pas dans le détail des soixante formules de traitements expérimentées : aucune de ces formules n'est vraiment satisfaisante et la plupart sont caractérisées par l'extrême variabilité des résultats obtenus. Quelques commentaires sont nécessaires à ce propos :

a) Le même traitement produit des effets différents selon le matériel auquel il est appliqué. Il faut probablement voir dans ces variations une nouvelle manifestation de l'extrême hétérogénéité du matériel végétal sur lequel nous travaillons ; lorsque l'on traite des fragments d'haploïdes génotypiquement différents, on observe des réactions individuelles différentes au même traitement. Par contre, nous avons pu constater, pour avoir traité à de nombreuses reprises des fragments de la même plante haploïde, que les réactions, sans être identiques, sont plus comparables entre elles que celles de fragments d'haploïdes différents. En d'autres termes, il semble que les divers génotypes représentés dans notre collection présentent des aptitudes différentes à la diploïdisation : l'un de nos plus vigoureux haploïdes, en particulier, quoique fragmenté et traité plus de dix fois, n'est jamais passé à l'état diploïde : les fragments meurent dans la plupart des cas (bien que des traitements plus doux aient été essayés) ou ils restent haploïdes. On peut, dans ces conditions, se demander si certains génotypes ne sont pas favorisés par l'état haploïde.

En dehors du rôle directement joué par le génotype, il est probable que d'autres facteurs génétiques participent aussi, mais de manière indirecte, à l'irrégularité des résultats obtenus pour un même traitement : les fragments que nous utilisons après leur cicatrisation ne correspondent pas forcément à des portions comparables de la plante ; la fragmentation est impérativement liée d'une part à la conformation de la griffe, d'autre part à la vigueur de la plante haploïde qui peut entraîner des différences entre les dimensions des fragments, le nombre et le développement des bourgeons portés par chacun. La conformation de la griffe et la vigueur de la plante sont, bien entendu, des caractères génétiques ; ils agissent indirectement et constituent au niveau des fragments isolés des sources supplémentaires d'hétérogénéité.

Enfin, lorsqu'il s'agit de fragments prélevés sur une même plante, il ne peut y avoir identité complète entre eux : s'ils sont prélevés en même temps, ils correspondent en général à des rameaux du rhizome d'ordres différents et leurs bourgeons ne se trouvent pas au même stade de développement ; s'ils sont prélevés à plusieurs mois d'écart, la plante haploïde a elle-même évolué entre temps et d'autre part les conditions externes ont varié. Des facteurs internes plus ou moins liés au génotype viennent donc renforcer les différences de réaction des divers fragments à un même traitement, ce qui explique la très grande variabilité constatée dans les résultats obtenus avec des traitements identiques.

b) Une solution de colchicine à une concentration donnée ne produit pas les mêmes résultats selon le produit commercial utilisé. Il paraît surprenant que les firmes commerciales ne livrent pas, sous la même dénomination « colchicine pure » le même produit, mais nous avons acquis la certitude que des différences importantes existent entre les différentes colchicines disponibles sur le marché ; ces différences sont perceptibles dès la préparation des solutions qui n'ont ni la même couleur, ni la même odeur.

Il faut donc, si l'on veut diploïdiser des haploïdes, tester préalablement l'efficacité et la toxicité du produit dont on dispose et adapter la technique de traitement aux résultats de ces tests.

Nous avons ainsi été amenés à utiliser avec succès un premier produit, en solution à 0,5 p. 100 appliquée sous dépression de 680 mm prolongée pendant 30 minutes (ce traitement a entraîné, pour 32 fragments haploïdes traités, 7 doublements et 13 morts) alors qu'avec un deuxième produit, des conditions d'application comparables provoquent la mort de la totalité du matériel. Ce deuxième produit a, par contre, permis quelques diploïdisations avec un traitement plus doux : concentration à 0,25 p. 100 sous dépression de 600 mm non maintenue (on amène progressivement la dépression à 600 mm et on laisse, immédiatement après, l'air entrer progressivement dans l'appareil pour rétablir la pression normale). Dans ces conditions, 4 diploïdes ont été obtenus pour 33 fragments traités dont 26 sont morts. Il est évident que ces méthodes de traitement sont brutales et que le taux de mortalité est beaucoup trop élevé mais nous n'avons pas jusqu'ici réussi à mettre au point, avec les produits commerciaux, un procédé efficace moins dangereux pour les individus traités. Des recherches sont poursuivies dans ce sens.

3. *Doublement du stock chromosomique par irradiation*

A la suite d'un essai d'irradiation de fragments haploïdes par les rayons γ, qui avait pour but l'induction de la mutagenèse chez ces plantes, nous avons constaté le doublement de deux fragments de la même plante. Pour cette première tentative de mutagenèse chez l'Asperge, effectuée au Centre d'Études nucléaires de Cadarache, les conditions de l'irradiation avaient été établies arbitrairement en l'absence de tout renseignement concernant la susceptibilité des griffes aux rayons γ. L'essai, très limité, devait nous permettre d'apprécier grossièrement cette susceptibilité en vue d'irradiations ultérieures.

Cinq fragments dont deux provenant du même haploïde, ont été soumis respectivement aux traitements suivants : 350, 700, 1 000, 1 350, 2 000 rads.

Les résultats sont donnés dans le tableau 6.

TABLEAU 6

Effets de l'irradiation (γ) sur des fragments de griffes haploïdes

N° du génone et du fragment	Intensité de l'irradiation en rads	Résultat
517 (G)	350	diploïdisation
511 (L)	700	apparemment nul
351 (E)	1 000	mort
517 (H)	1 350	diploïdisation
264 (D)	2 000	apparemment nul

On se trouve donc en présence de deux mutations ayant produit des doublements du stock chromosomique. L'identité des deux mutations obtenues sur les deux fragments génétiquement identiques peut paraître surprenante mais elle est sans doute liée à l'aptitude particulière de leur génotype au doublement : la plante haploïde 517 est également celle dont nous avons réussi le plus fréquemment à diploïdiser des fragments par application de colchicine.

Cette observation pourrait confirmer le caractère génétique de l'aptitude à la diploïdisation chez certains haploïdes. Toutefois, il faut signaler qu'au cours d'une deuxième expérience d'irradiation aux rayons γ, effectuée cette fois au Centre d'Études nucléaires de Saclay, sur cinq nouveaux fragments du même haploïde, deux ont été soumis à 400 rads, les trois autres à 800 rads et aucune diploïdisation n'a été obtenue. Tous les fragments sont restés haploïdes. Il n'y a pas eu de mortalité. Une mutation sectoriale « sans chlorophylle » est apparue sur l'un des fragments irradiés.

C. — Résultats obtenus

1. *Diploïdisations*

Parmi les 62 haploïdes que nous avons conservés vivants, 31 n'ont pas encore pu être fragmentés. Les autres ont fourni chacun de 2 à 60 fragments primaires ou secondaires qui ont été traités avec plus ou moins de succès : 15 seulement ont pu être doublés sur 31 soumis aux traitements. Si l'on tient compte des délais nécessaires entre 2 fragmentations, de la gamme des formules de traitement essayées et du nombre de fragments mis en jeu pour chaque génotype, la fréquence de succès est relativement décevante. Néanmoins, à l'exception de quelques haploïdes présentant une stabilité surprenante, on peut espérer obtenir, à force de répéter et de varier les traitements, la diploïdisation de la plupart des individus de notre collection.

2. *Caractères phénotypiques des individus diploïdisés*

Nous avons dit plus haut que les individus diploïdisés ont des chances d'être homozygotes pour la quasi-totalité des *loci* puisque le doublement instantané du stock chromosomique ne devrait pas laisser le temps à de nombreuses mutations de se

produire. L'observation des plantes diploïdes obtenues peut donc nous éclairer sur les caractéristiques des individus proches de l'homozygotie totale chez une espèce généralement considérée comme hautement hétérozygote en raison de la séparation des sexes et de l'absence de sélection.

a) *Viabilité.*

A priori on peut penser que, lorsqu'un haploïde est viable, il ne porte pas de gènes létaux ou défavorables. Le doublement de son stock chromosomique ne saurait donc entraîner l'élimination de l'individu diploïde obtenu. On constate en effet que ces plantes font preuve d'une viabilité satisfaisante. Lorsqu'on transfère au champ des plantes quelconques d'Asperge, jusque-là élevées en serre, l'adaptation est souvent difficile et l'équilibre entre la plante et le milieu extérieur ne paraît établi que deux ou trois mois plus tard. Nous avons fait subir ce transfert à quelques plantes diploïdisées. Leur adaptation n'a pas paru présenter plus de difficultés que pour les plantes hétérozygotes et leur végétation a été normale après quelques mois.

Il faut, par contre, signaler que les diploïdes obtenus à partir d'haploïdes chétifs sont eux-mêmes peu développés et ont des tiges grêles.

b) *Morphologie.*

La comparaison a été établie plus haut entre les haploïdes et leurs homologues diploïdes pour les caractères mesurables macroscopiques et microscopiques. Nous n'y reviendrons pas, si ce n'est pour en rappeler les résultats : le diploïde est toujours plus vigoureux que son homologue haploïde ; ses cladodes sont souvent plus longs ; la mensuration des cellules de garde des stomates ou des chloroplastes des cellules épidermiques du diploïde ne montre pas de différences significatives avec les mensurations correspondantes effectuées sur l'haploïde ; le dénombrement des chloroplastes dans les cellules de garde des stomates conduit, dans certains cas, à des résultats différents entre haploïdes et diploïdes homologues, le nombre de chloroplastes étant alors supérieur chez le diploïde (cf. fig. 6).

En ce qui concerne les caractères non mesurables, il faut signaler que l'on retrouve dans tous les cas chez le diploïde l'aspect général observé chez l'haploïde, en particulier en ce qui concerne le port, la couleur des cladodes et l'aptitude à la fragmentation.

On voit se dessiner, grâce à ces observations, la possibilité de distinguer, par la suite, des aspects morphologiques caractéristiques de certains génotypes, qui devraient permettre des études génétiques impossibles jusqu'ici.

c) *Aptitude à la reproduction.*

Maturité sexuelle.

A priori, il est difficile de préciser à partir de quel moment une plante diploïdisée est en âge de se reproduire, faute d'une définition biologique précise de la notion d'âge elle-même : nous ignorons si un individu obtenu par doublement d'haploïde a commencé sa vie à proprement parler, lors du doublement ou s'il a, d'emblée, l'âge du fragment haploïde dont il provient, c'est-à-dire l'âge de l'haploïde d'origine.

Cette question trouve sa réponse dans la présence de boutons floraux observée dans plusieurs cas sur les turions de plantes récemment diploïdisées.

Tout se passe donc comme si le diploïde avait, physiologiquement, l'âge de son homologue haploïde, et si l'induction de la floraison était déjà engagée à l'état haploïde (ce que confirme d'ailleurs l'apparition d'ébauches florales et parfois de fleurs signalée chez certains individus haploïdes).

Production de fleurs.

A priori, on ignore aussi quel sera l'effet de l'homozygotie quasi totale, escomptée chez les diploïdes, sur la production d'organes sexuels.

En effet, si le fait qu'un haploïde a survécu implique l'absence dans son génotype d'allèles défavorables à son développement végétatif, rien ne prouve, par contre, qu'il ne porte pas en lui un ou plusieurs allèles responsables de stérilité totale ou partielle. Sa propre fertilité lorsqu'elle se manifeste (comme nous l'avons signalé chez certains haploïdes) ne peut être considérée comme un gage de fertilité pour le diploïde homologue car elle peut être liée à la suppression accidentelle ou génétique de la division I de la méiose, ce qui n'apporte aucun élément favorable pour la fertilité de son homologue diploïde. Seule l'observation du comportement sexuel des plantes diploïdisées peut donc nous renseigner sur leur fertilité. Quinze plantes diploïdes, de notre collection, génétiquement différentes, sont représentées chacune par plusieurs exemplaires. Il faut préciser ici la notion de « clone » diploïde qui se substitue dès maintenant à celle d'individu diploïde : la multiplicité des exemplaires provient de ce qu'ils peuvent avoir deux origines : soit les fragmentations « post-doublement », soit les doublements « post-fragmentation ». L'ensemble de tous les diploïdes provenant, par l'un ou l'autre processus, du même haploïde constitue un clone dont les éléments se comportent entre eux de façon comparable, avec cependant un certain décalage dans le temps, dû probablement aux différences de conditions internes propres à chaque fragment initial.

La mise à fleurs paraît, chez certains clones, rencontrer quelques difficultés. On constate en effet sur quatre d'entre eux de nombreux avortements de boutons floraux à des stades plus ou moins avancés. Chez ces plantes, la proportion de fleurs épanouies par rapport aux boutons initiés sur les jeunes rameaux paraît, selon les clones, se situer entre 5 et 50 p. 100, c'est-à-dire au-dessous de la proportion observable chez des plantes quelconques en voie de floraison. Il se produit donc chez certains individus diploïdisés des phénomènes qui perturbent le développement des organes sexuels.

Sexe.

Le sexe des individus diploïdisés doit être déterminé par le facteur *m* à l'état homozygote puisque ce facteur était présent chez les haploïdes correspondants. En l'absence du facteur M, les diploïdes ne doivent donc pas porter d'étamines fonctionnelles, ce que nous avons pu vérifier sur les 10 clones qui ont fleuri jusqu'ici. Tous ces clones sont femelles. Les fleurs sont de dimension normale et ne présentent en général aucune particularité morphologique.

Fertilité.

La pollinisation par un pollen quelconque n'entraîne pas régulièrement la nouaison. Nous avons pu constater que, pour un clone donné, les premiers turions porteurs de boutons floraux présentent bien souvent une proportion élevée d'avortement et, lorsqu'ils fleurissent, une proportion élevée de fleurs stériles qui sèchent. Ceci ne pré-

sage rien quant à la fertilité à venir de la plante. Il semble que l'on ait affaire à des individus sexuellement trop jeunes pour franchir toutes les étapes de la reproduction. Les rameaux suivants font preuve d'une meilleure fertilité : peu à peu, la mise à fruits se fait normalement.

Par contre, chez les clones dont 5 à 50 p. 100 seulement des boutons parviennent au stade de l'épanouissement, les accidents de nouaison se prolongent tout au long de la vie de la plante (du moins pour la période que nous en connaissons). A chaque floraison, une partie seulement des fleurs pollinisées donne des graines. Si l'on tient compte du faible pourcentage de boutons floraux arrivés au stade fleur, on se rend compte de la très faible fertilité que présentent finalement ces clones.

Dans notre matériel, sur 10 clones fleuris, nousobservons que trois fleurissent abondamment de façon régulière et produisent des graines nombreuses, un autre a commencé à fleurir seulement quatre ans après sa diploïdisation mais produit maintenant des quantités de graines normales, deux autres présentent des floraisons rares mais sont capables de donner une bonne proportion de fleurs fertiles et de graines, les quatre derniers présentent des floraisons rares avec de forts pourcentages d'avortement au stade bouton floral et de stérilité au stade fleur, de sorte que les récoltes de graines sur ces plantes sont réduites à quelques unités à chaque floraison.

En définitive, 4 clones seulement sur 10 présentent une fertilité équivalente à celle d'une bonne femelle d'origine quelconque. Il faut remarquer que ces clones sont précisément ceux qui ont été obtenus par diploïdisation des haploïdes relativement fertiles, dont la floraison est la plus couramment constatée et qui ont produit quelques graines.

On ne peut s'empêcher de remarquer le lien qui paraît exister entre la fertilité d'une plante haploïde et celle du clone diploïde correspondant.

Études caryologiques.

L'examen des méioses est toujours difficile chez une plante femelle en raison de l'avortement des étamines. Il est encore plus délicat lorsque l'on a affaire à une plante femelle dont la fertilité peut être plus ou moins perturbée par l'état homozygote. Quelques observations ont cependant pu être faites :

— Sur les clones fortement stériles qui présentent une proportion élevée d'avortement au stade bouton, on n'observe dans la plupart des cas aucune méiose ; il semble bien que l'avortement dans les anthèses se produise, dans ces cas, avant que le processus de la réduction chromatique ne soit amorcé. Chez ces mêmes clones, certains boutons présentent toutefois, dans leurs étamines, des cellules contenant des bivalents droits mêlés à des univalents.

Ces cas d'asyndèse partielle sont, par contre, très fréquents chez les clones aptes à la floraison mais dont la fertilité est inférieure à 50 p. 100 ; l'ensemble des métaphases I présente alors un aspect désordonné inhabituel (fig. 8). L'importance de l'asyndèse dans ces cellules pourrait être une conséquence des modifications apportées par l'état homozygote dans un système génétique initialement établi chez cette espèce pour fonctionner avec une fréquence élevée d'hétérozygotie (Riley et Law, 1965).

— Enfin, dans les boutons floraux des plantes les plus fertiles, les méioses dans les étamines paraissent en général se dérouler normalement, du moins en ce qui

concerne la division réductionnelle : la plupart des métaphases I présente 10 bivalents droits (fig. 9). Toutefois quelques cas d'asyndèse partielle sont encore observables dans des cellules mêlées aux cellules normales.

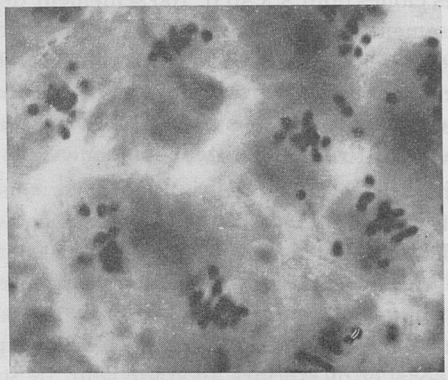


FIG. 8. — *Asyndèse partielle chez une plante diploïdisée peu fertile* (Métaphase 1) (× 1 000)

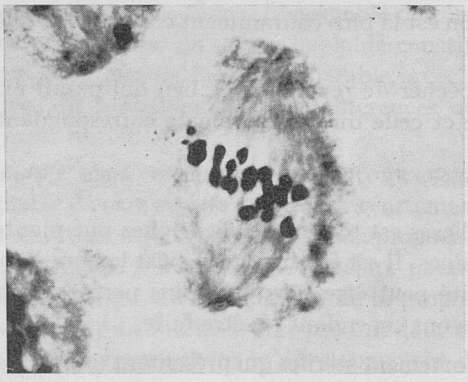


FIG. 9. — *10 bivalents chez une plante diploïdisée fertile* (Métaphase 1) (× 1 000)

Il semble donc que, chez les plantes fertiles, les méioses perturbées au début ne se régularisent que progressivement. Ce phénomène n'est peut-être que la manifestation normale des difficultés constatées de façon générale chez tout organisme entrant dans une nouvelle phase de son évolution, manifestation qui se trouverait amplifiée chez les plantes déséquilibrées par leur récente diploïdisation.

Une étude plus détaillée des méioses chez les diploïdes obtenus à partir d'haploïdes sera poursuivie à mesure que de nouveaux clones fleuriront.

III. — UTILISATION DES HOMOZYGOTES

Le but de notre travail sur les haploïdes ne doit pas être perdu de vue : il s'agit d'obtenir des lignées homozygotes reproductibles par graines qui puissent être utilisées à l'échelle commerciale pour la production d'hybrides F_1.

Le sexe obligatoirement femelle de toutes les plantes diploïdes obtenues à partir d'haploïdes maternels constitue un obstacle à l'obtention de lignées. Nous détenons des clones homozygotes constitués chacun par un nombre limité d'individus (quelques unités à quelques dizaines) mais nous ne détenons pas les lignées reproductibles à l'infini que nous recherchons.

A. — Obtention des lignées

L'intervention d'un mâle portant, aux facteurs sexuels près, le même génome que le clone femelle est indispensable. Ce mâle « isogénique » ne peut être obtenu directement mais on peut en obtenir indirectement une forme approchée par la voie des rétrocroisements à femelle récurrente.

Le schéma suivant tente de représenter les diverses étapes de l'obtention des lignées et de la création d'hybrides F_1 à partir d'haploïdes chez *A. officinalis* ; ce schéma appelle quelques commentaires.

Soit « A » un individu (femelle) obtenu par diploïdisation d'un haploïde « An ». Croisons A par un mâle quelconque N. Parmi les descendants du croisement A × N, prenons un mâle quelconque N_0 et réalisons le premier rétrocroisement A × N_0. Dans la génération R_1, issue de ce premier rétrocroisement, prenons un mâle quelconque N_1 et faisons le deuxième rétrocroisement A × N_1, etc. Au bout de quatre rétrocroisements la fréquence des allèles d'origine paternelle dans la descendance sera voisine de 0,03. A ce stade, on peut considérer que l'isogénie du mâle et de la femelle est sensiblement acquise et que le cinquième rétrocroisement donnera une descendance entièrement isogénique elle aussi de la femelle initiale, donc proche de l'homozygotie et qui constituera la lignée A. Le temps nécessaire pour chaque rétrocroisement correspond en principe au temps d'une génération, ce qui porterait à 8 ans environ les délais d'obtention d'un mâle homozygote à partir de la première floraison du diploïde femelle et rendrait cette technique difficilement utilisable. En réalité, la durée des générations de rétrocroisement est moindre, du fait que le géniteur récurrent est le parent femelle homozygote et que la production de pollen par les descendants mâles demande seulement 4 à 5 mois en serre.

Cette technique, associée à l'utilisation des floraisons mâles accélérées par alternance photo- et thermopériodique (Thévenin, 1967) doit permettre de réaliser en 3 à 4 ans la séquence « 1er croisement + 4 rétrocroisements » qui doit conduire à l'obtention du mâle recherché, porteur du génotype du parent femelle récurrent, aux facteurs sexuels près.

La création d'une lignée sensiblement homozygote est donc finalement possible dans des délais relativement courts dès que la diploïdisation d'un haploïde a été obtenue, sous réserve que le clone diploïde résultant du doublement soit apte à la

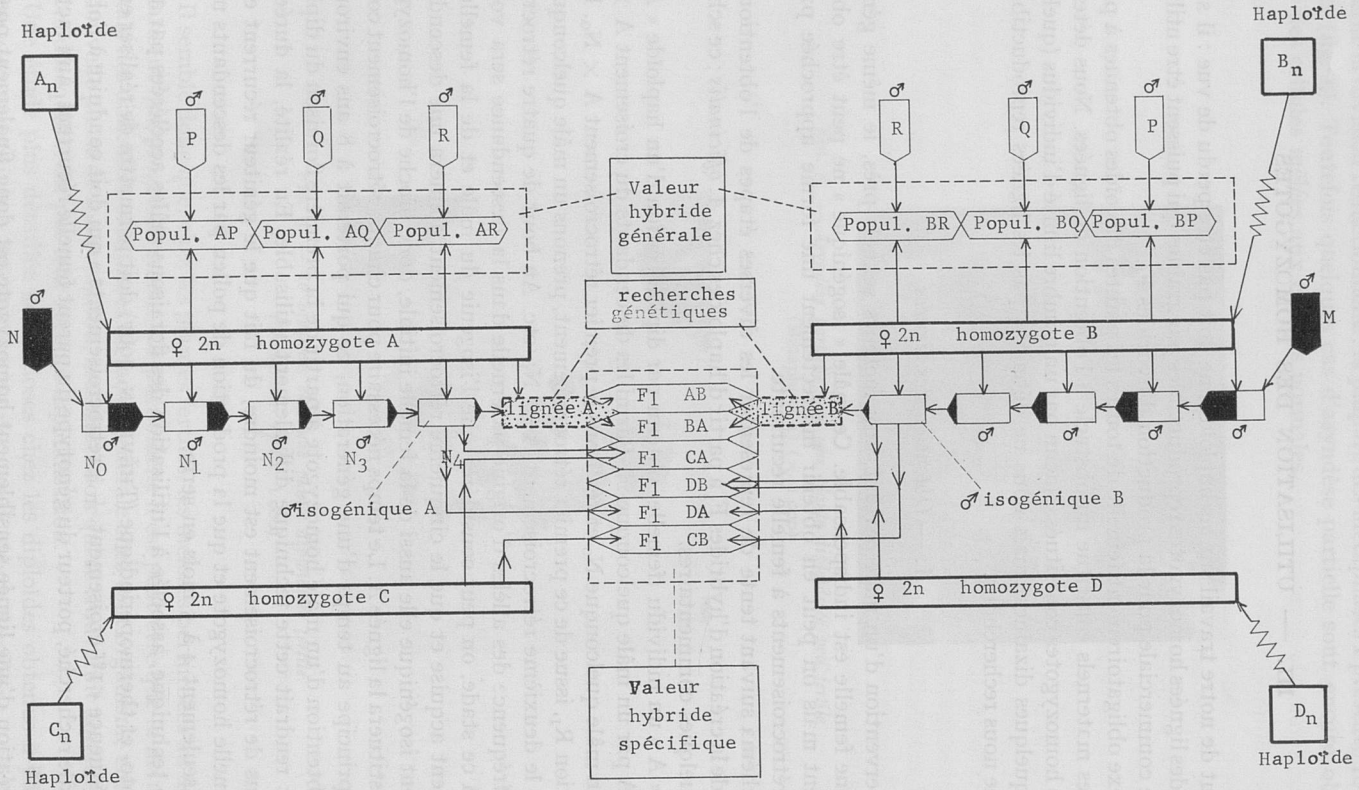


FIG. 10. — *Schéma de création d'hybrides F_1 à partir d'haploïdes chez* Asparagus officinalis L.

reproduction. Ces séries de croisements et rétrocroisements sont en cours de réalisation sur 9 clones diploïdes. Les graines des lignées homozygotes correspondant à deux d'entre eux seront prêtes pour l'été 1969.

La technique ainsi mise au point, appliquée à tous les clones diploïdes au fur et à mesure de leur obtention, doit nous permettre d'être d'ici quelques années en possession d'une importante série de lignées homozygotes d'Asperge.

Le but de la première étape de nos travaux sera ainsi atteint et la deuxième étape, celle de la sélection, pourra alors commencer.

B. — *Valeur propre des lignées*

Une certaine sélection naturelle s'est probablement produite au cours des premières étapes de notre travail : en effet le développement d'un embryon haploïde, survenant malgré la compétition exercée par son jumeau, suppose l'absence, chez l'haploïde, de gènes défavorables aux états embryonnaire et juvénile, ce qui peut conduire à admettre l'absence de tels gènes chez les individus homozygotes correspondants.

Par la suite, la sélection naturelle a encore pu jouer par élimination des clones porteurs de gènes de stérilité qui n'ont pu participer aux opérations de croisements et rétrocroisements nécessaires pour l'obtention des lignées. Il est donc probable que seuls participeront finalement à la sélection les génotypes susceptibles de présenter une certaine vigueur et une certaine fertilité, dont la fréquence a pu être accrue dès le début par le choix du matériel utilisé à la recherche des haploïdes.

C. — *Valeur-hybride des lignées*

Puisque l'objectif de notre travail est la création d'hybrides F_1 entre lignées, il importe avant tout de connaître la valeur-hybride de ces lignées.

L'aptitude générale à la combinaison peut être testée avant même l'obtention des lignées, par l'examen des descendances de type AP, AQ, AR, etc. (cf. schéma p. 358 obtenues en pollinisant les clones femelles homozygotes (par exemple A) par une série de mâles quelconques P, Q, R, etc.

Une appréciation anticipée de l'aptitude spécifique à la combinaison est également possible, en utilisant dès son obtention le pollen du quatrième rétrocroisement pratiqué par exemple sur la femelle homozygote A pour féconder chacun des autres clones femelles homozygotes.

De tels croisements de type $\varphi D \times \sigma N_4$, ou $\varphi C \times \sigma N_4$, ont été réalisés au fur et à mesure des possibilités, aboutissant respectivement aux F_1 DA et CA dont certaines sont déjà soumises aux tests d'appréciation précoce mentionnés précédemment.

De cette façon, la valeur-hybride de toutes les lignées devrait être déjà connue lorsque ces lignées se trouveront disponibles pour la création d'hybrides F_1. C'est à ce stade que pourra commencer la sélection la plus efficace et que les lignées les moins intéressantes pourront être délaissées au profit de celles qui présenteront le plus de qualités. Ces dernières devront être multipliées.

D. — *Multiplication des lignées*

Il est possible que l'homozygotie quasi totale des lignées constitue, lors de la germination des graines, un inconvénient qui pourra être pallié par d'excellentes conditions de culture en pépinière.

D'autre part, l'aptitude des différentes lignées à produire des graines dans les conditions naturelles de végétation n'est pas connue à l'avance, puisque tous les travaux de croisements et rétrocroisements, sont faits en serre et par apport de pollen à la main. Les différences de fertilité déjà remarquées dans ces conditions entre les divers clones risquent d'être accentuées lorsque les lignées seront placées dans les conditions naturelles.

Enfin la multiplication des lignées d'Asperge nécessitera, comme pour toute espèce allogame, l'isolement géographique des champs de porte graines.

E. — *Production de semences hybrides*

Une fois déterminé le choix des croisement les plus avantageux et éventuellement le sens dans lequel ils doivent être réalisés (choix du parent mâle et du parent femelle), la production des semences hybrides impliquera d'une part l'isolement géographique, d'autre part une surveillance étroite de la plantation au cours de ses premières années afin d'assurer la suppression des plantes mâles de la lignée utilisée comme femelle : la détermination du sexe des plantes est en effet rarement possible en pépinière, ce qui nécessitera une importante épuration au champ au fur et à mesure des floraisons qui ne surviennent pas forcément dès la première année de plantation.

Il est donc probable que les champs semenciers d'hybrides F_1 présenteront un aspect assez clairsemé, 50 p. 100 environ des effectifs devant être supprimés dans les rangs de la lignée femelle. Dans la mesure où le sens du croisement serait indifférent, on pourrait envisager de réaliser deux plantations isolées destinées par exemple l'une au croisement ♀ B × ♂ A, l'autre au croisement ♀ A × ♂ B. Les plantes femelles de la lignée mâle (inutiles) pourraient être supprimées dans chaque plantation et utilisées à combler les vides laissés dans l'autre, à condition que le sexage puisse être fait assez tôt dans la vie des plantes pour permettre une transplantation facile. Mais, *a priori*, il ne semble pas que la suppression d'environ 50 p. 100 des plantes dans les champs semenciers présente d'inconvénient assez grave pour justifier une telle opération.

F. — *Connaissance de l'espèce*

Toute expérimentation concernant l'Asperge se trouve pour l'instant faussée par l'hétérogénéité inévitable des populations qui y participent car aucun dispositif expérimental, si perfectionné fût-il, ne permet d'éliminer les erreurs dues à un matériel de départ incontrôlé.

Jusqu'ici, la seule unité génétique disponible est le clone résultant de l'éclatement d'une griffe mais les effectifs obtenus par cette voie sont, en l'état actuel de nos connaissances, limités à quelques unités par an, ce qui rend ce genre de matériel inutilisable pour des études génétiques. Les travaux concernant la mise au point des techniques de culture d'explantats *in vitro* (THÉVENIN, 1967) pourraient, dans ce domaine, apporter des éléments intéressants.

Ceci explique que l'Asperge soit encore si peu améliorée, comparativement aux autres espèces cultivées, et que l'hérédité de la plupart de ses caractères soit totalement inconnue.

Avec les lignées homozygotes issues d'haploïdes, nous disposerons, soit directement, soit sous forme de F_1, d'un matériel génétiquement uniforme (aux facteurs sexuels près) et dont les effectifs seront pratiquement illimités. De nombreuses recherches, impossibles jusqu'ici, pourront alors être entreprises :

— l'étude de la variabilité individuelle des lignées (ou des F_1) devrait permettre de savoir quelles parts des énormes variations individuelles observées chez les populations courantes reviennent respectivement à la fluctuation et à la constitution génétique,

— à cette occasion, l'importance des facteurs sexuels pour la productivité pourra être étudiée (sur les F_1 de préférence),

— des tests précis concernant l'étude de la résistance aux maladies pourront être mis au point,

— enfin l'hérédité de nombreux caractères pourra être précisée : nous ignorons par exemple le déterminisme de la forme, du calibre et de la fibrosité des turions, de la précocité de production, de la résistance aux diverses maladies. Le caractère « présence ou absence d'anthocyane » qui, nous l'avons vu, paraît dépendre au moins de deux gènes, n'a pu, jusqu'ici, faire l'objet d'une étude précise. Il en va de même de l'étude du caractère bisexué dont le déterminisme mérite un examen détaillé qui devrait être grandement facilité par l'utilisation de matériel homozygote.

Il apparaît donc que les lignées homozygotes, quelles qu'en soient la valeur propre et la valeur-hybride, constitueront un matériel de choix pour des études génétiques indispensables à la connaissance de l'espèce sur laquelle nous travaillons.

A la lumière des renseignements ainsi obtenus, le travail d'amélioration de la valeur agronomique des F_1 par intégration de caractères génétiques remarquables tels que les résistances aux maladies ou l'absence d'anthocyane, pourra alors être entrepris sur des bases sûres.

En définitive, les lignées homozygotes seront utilisées non seulement pour déterminer et réaliser les meilleurse combinaisons possibles pour la création d'hybrides F_1 mais aussi pour étudier méthodiquement le déterminisme et l'hérédité des caractères.

CONCLUSION

L'amélioration de l'Asperge se heurte à divers problèmes biologiques.

La sexualité est mal connue : bien que l'espèce soit généralement considérée comme dioïque, certaines fleurs staminées peuvent produire des graines ; divers types de fleurs staminées ont pu être observés sans que les rapports entre la morphologie de ces fleurs et leur biologie aient pu être établis de façon précise. Les possibilités d'autofécondation offertes par les fleurs fonctionnellement hermaphrodites ne deviendront exploitables que lorsque seront connus le déterminisme et l'hérédité du caractére bisexué.

L'Asperge est une espèce pérenne exploitable seulement au cours de la quatrième année qui suit le semis. Pour juger de la valeur d'une population (ou d'un individu) sans attendre 10 ou 12 ans, il est nécessaire de mettre au point des tests d'appréciation précoce permettant, après avoir observé certains caractères pendant un an ou deux, de porter un jugement sur l'intérêt que pourra présenter ultérieurement la population (ou l'individu) observé. La mise au point de ces tests est compliquée par la forte variabilité des échantillons utilisés ; elle nécessite la manipulation de très nombreuses données individuelles portant sur des périodes de 8 à 10 ans. Son aboutissement devrait permettre de gagner beaucoup de temps dans la réalisation du programme d'amélioration.

Ce programme tient compte du fait que les populations d'Asperge actuellement cultivées sont caractérisées, pour tous les critères culturaux, par une très grande variabilité entre les plantes, qui constitue une limitation à l'intérêt agronomique de l'espèce et un obstacle à sa connaissance.

L'objectif à atteindre est la création de populations homogènes, susceptibles de donner des productions aussi intéressantes que possible en quantité et qualité.

En attendant la création de populations homogènes (qui demande d'assez longs délais), il paraît utile de rechercher une solution provisoire, en améliorant les productions en quantité et qualité par des croisements entre individus intéressants repérés dans les plantations existantes. Ce travail pourrait être facilité si une bonne technique de multiplication végétative de l'Asperge pouvait être mise au point.

Le point capital : création de populations homogènes, implique l'obtention de lignées homozygotes utilisables ensuite à la réalisation d'hybrides F_1. Ces lignées auraient en outre un intérêt certain pour une meilleure connaissance de l'espèce. L'utilisation d'individus haploïdes, dont le nombre chromosomique serait ensuite doublé, paraît être la solution la plus rapide qui puisse être apportée à l'obtention des lignées homozygotes chez cette espèce dioïque. La sélection ne peut, dans ces conditions, intervenir qu'après la fixation et dans la mesure où le nombre des lignées examinées est suffisamment grand pour permettre un choix.

Les haploïdes se rencontrent le plus souvent parmi les embryons jumeaux issus de graines polyembryoniques ; leur occurrence est très rare : environ 4 haploïdes pour 100 000 graines. Ils sont viables dans un cas sur deux environ. Ils ont généralement des organes plus petits que leurs homologues diploïdes mais, en raison de la forte variabilité des populations, ils ne peuvent être identifiés de façon certaine que par dénombrement chromosomique. Leur sexe, toujours femelle, confirme la théorie selon laquelle le facteur M détermine l'état staminé. Leur fertilité est généralement nulle ou très faible.

Les tentatives pour obtenir des haploïdes staminés à partir de plantes bisexuées, ou des haploïdes induits artificiellement, ont jusqu'ici abouti le plus souvent à des échecs.

Le doublement du stock chromosomique est une opération délicate exigeant peut-être une technique propre à chaque cas. Des plantes homozygotes correspondant à différents génotypes ont pu être obtenues. Leur fragmentation conduit à des clones homozygotes qui ne peuvent être reproduits par voie sexuée car ils sont obligatoirement femelles.

Les lignées homozygotes correspondantes, reproductibles par graines, s'obtiennent après une série de rétrocroisements à parent récurrent femelle homozygote.

La fertilité de ces plantes varie d'un clone à l'autre, ce qui retarde parfois l'obtention des lignées. Par contre, les valeurs-hybrides (générale et spécifique) peuvent être appréciées directement sur les clones femelles sans attendre l'obtention des lignées proprement dites, ce qui permet un gain de temps considérable.

Les premières lignées fixées seront obtenues dès 1969. Dans un avenir proche, d'autres lignées pourront êrre multipliées en même temps que sera connue leur aptitude spécifique à la combinaison, ce qui devrait permettre de mettre à la disposition des utilisateurs les lignées parentes d'hybrides F_1 déjà expérimentés.

Malgré les nombreuses difficultés auxquelles se heurte un programme d'amélioration de l'Asperge fondé sur l'utilisation de l'haploïdie, il ne semble pas possible, en l'état actuel des connaissances, de mettre sur pied une autre méthode de travail plus rapide ou plus efficace.

Reçu pour publication en novembre 1968.

SUMMARY

PROBLEMS IN THE IMPROVEMENT OF « ASPARAGUS OFFICINALIS » L.
II. — HAPLOIDY AND IMPROVEMENT

A rather rapid solution to the problem of the improvement of *Asparagus* may be through obtaining homozygote lines from haploid individuals of quite various origins.

At first, we seek for numerous haploids among known population and try to diploidize them.

1° The search for haploids leads to the following results.

Among the various possible sources, polyembryony appears the most suitable one for the search for haploids, in our present state of knowledge.

Polyembryonic grains are found (through germination) with a mean frequency of 2,2 p.1 000. The haploid individuals are detected by counting the chromosomes of radical meristems, with further verification on apex of seedlings ; the mean frequency is about 17,9 haploids per 1 000 polyembryonic seeds and their distribution appears to be at random.

In 50 p. 100 of the cases haploids die during the first two months. The number of living haploids in our collection is 62. In terms of phenotypes, the survivors resemble most frequently, at a reduced scale, their diploid homologues. However any comparison between non homologous haploids and diploids is valueless because the genomic differencies between plants mask the differencies due to the level of ploidy. The same applies to measurements at cellular level. Chromosomal counting is, therefore, the only possible mean to detect haploids.

Haploids from polyembryonic grains sometimes flower ; they are always female (the staminate state being associated with M) and generally sterile (a few cases of partial fertility have been recorded).

Prospecting among offspring of self fertilized bisexual individuals should lead to staminate haploids.

Among the various processes tried in order to induce haploidy, the use of irradiated pollen gave rise to haploidy in a single case, which finally appeared to be casual.

Inclination to polyembryony is hereditary with *Asparagus*, but nothing is yet known of the tendancy toward the production of haploids.

2° The search for means of doubling the chromosomes set, in order to obtain homozygote lines enabled the following observations to be made :

Previous fragmentation of the haploids to be treated is necessary but more or less easy with each particular plant.

Colchicine treatment, applied to cicatrised fragments, by means of immersion (under bubbling or partial vacuum) gives a wide range of results, depending on the plant treated and the commercial origin of the product used. Forms of treatment, adapted to each particular haploid, must be devised.

In our collection, out of the 31 genotypes treated, 15 were able to undergo diploidization.

The homozygote plants obtained have, physiologically, the age of their haploid homologue ; fragmentation of these enables diploid, homozygote clones to be constituted.

Flowering presents difficulties in certain clones, the floral buds of which abort ; when the flowers develop, they are always female, but not always fertile (partial asyndesis).

10 of our 15 homozygotes clones flowered, 4 of which were normally fertile.

3° Obtaining homozygote lines through female clones, makes it necessary to have an isogenic male for each clone. Backcrosses to a recurrent female makes it possible to obtain these males (see scheme) in 5 generations.

The first lines will be ready in 1969.

Their own value has already been subjected to various screening processes.

Their hybrid value, which is the one of the homologous female clone, is tested directly on this clone even before obtaining the corresponding line, by means of a multiple crossings study.

Multiplication of lines and production of F_1 hybrids (corresponding to the best combinations) will follow immediately.

Furthermore, numerous studies that will be undertaken with lines and F_1 hybrids, by reason of their genetic uniformity, will enable us to get a better knowledge of this species.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEASLEY J. O., 1940. The production of polyploïds in *Gossypium*. *J. Hered.*, **31**, 39-48.

BELLING J., BLAKESLEE A. F., 1927. The assortment of chromosomes in haploïd *Datura*. *La Cellule*, **37**, 355-361.

BOURGIN J. P., NITSCH J. P., 1967. Obtention de *Nicotiana* haploïdes à partir d'étamines cultivées *in vitro*. *Ann. Physiol. vég.*, **9** (4), 377-382.

BRAAK J. B., ZEILINGA A. E., 1957. Production of a colchicine-induced tetraploid Asparagus. *Euphytica*, **6**, 3, 201-213.

BURNHAM C. R., 1962. *Discussions in Cytogenetics*. Burgess (Minnesota), 375 p.

CAMPOS F. F., MORGAN D. T. Jr., 1960. Genetic control of haploidy in *Capsicum frutescens* L. following crosses with untreated and X-ray pollen. *Cytologia*, **25**, 362-372 (in MAGOON & KHANNA, 1963).

CHAPMAN M., 1933. The ovule and embryo sac in *Saxifraga virginiensis*. *Amer. J. Bot.*, **20**, 151-158 (in WEBBER, 1940).

CHASE S. S., 1949. Monoploid frequencies in a commercial double cross hybrid maize and its component single cross hybrids and inbred lines. *Genetics*, **34**, 328-332.

CHASE S. S., 1951. Corn monoploids. *Maize genet. Coop. News letter*, **25**, 15.

CHASE S. S., 1952. Production of homozygous diploids of maize from monoploids. *Agron. J.*, **44**, 263-267.

CHASE S. S., 1963. Androgenesis. Its use for transfer of maize cytoplasm. *J. Hered.*, **54**, 152-158.

CHRISTENSEN H. M., BAMFORD R., 1943. Haploids in twin seedlings of pepper *Capsicum annuum* L. *J. Hered.*, **34**, 98-104.

COE E. H. Jr., 1959. A line of maize with high haploid frequency. *Amer. Nat.*, **28** (873), 381-382 (in MAGOON et KHANNA, 1963).

COOPER D. C., 1943. Haploid-diploid twin embryos in *Lilium* and *Nicotiana*. *Amer. J. Bot.*, **30**, 408-413.

EAST E. M., 1930. The production of homozygotes through induced parthenogenesis. *Science*, **72**, 148-149.

ENDRIZZI J. E., 1966. Use of haploids in *Gossypium barbadense* as a source of aneuploids. *Curr. Sci.*, **2**, 34-35.

ENGELBERT V., 1941. The development of twin embryo sacs, embryos and endosperm in *Poa arctica* R. BR. *Canad. J. Res.*, **19-5**, 135-144.

ESSAD S., TOUVIN H., 1959. Techniques de production et de contrôle des betteraves polyploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **4**, 553-574.

GAINES E. F., AASE H. C., 1926. A haploid wheat plant. *Amer. J. Bot.*, **13**, 373-385. (in IVANOV, 1938).

GUHA S., MAHESHWARI S. C., 1966. Cell division and differentiation of embryos in the pollen grainsof *Datura in vitro*. *Nature*, **212**, 97-98.

GUSTAFSSON A., 1939. Auxin distribution in fruits and its significance in fruit development. *Amer. J. Bot.*, **26**, 189-194.

HEPLER P. R., et *al.*, 1957. Inheritance of resistance to asparagus rust. *Univ. Illinois Bull.* **607**.

HOLLINGSHEAD L., 1930. A cytological study of haploid *Crepis capillaris* plants. *Univ. Calif. Publ. Agric. Sci.*, **6**, 107-134.

HUMPHREY L. M., 1934. The meiotic divisions of haploid, diploid and tetraploid tomatoes with special reference to prophase. *Cytologia*, **5**, 278-300 (in BURNHAM, 1962).

HUNTER A. W. S., 1953. Chromosome numbers in twin plants of asparagus. *Genetics and Cytology. Canada Dept. of Agric. Hortic. Division Prog. Rep.*, **1949-1953**, 22-23.

IVANOV M. A., 1938. Experimental production of haploids in *Nicotiana rustica* L. and a discussion of haploidy in flowering plantes. *Genetica*, **20**, 295-397.

JEFFREY E. C., HAERTL E. J., 1939. Apomixis in *Trillium*. *La Cellule*, **48**, 77-88 (in WEBBER, 1940.)

KAPPERT H., 1933. Erbliche Polyembryonie bei *Linum usitatissimum*. *Biol. Zbl.*, **53**, 276-307.

KIHARA H., 1936. Ein diplo-haploides Zwillingspaar bei *Triticum durum*.. *Agric. Hort.* (Tokyo), **11**, 1425-1433. (in COOPER, 1943).

KIMBER G., RILEY R., 1963. Haploid angiosperms. *Bot. Rev.*, **29**, 480-531.

KNIGHT R. L., 1948. *Dictionary of Genetics*, 183 p. Waltham, Mass. ; U. S. A.

LESLEY M. M., FROST H. B., 1928. Two extreme « small » *Matthiola* plants ; a haploid with one and a diploid with two additional chromosome fragments. *Amer. Nat.*, **42**, 22-33. (in IVANOV, 1928).

MAGOON M. L., KHANNA K. R., 1963. Haploids. *Caryologia*, **16**, 161-235.

MAHESHWARI P., 1945. Origin of haploid-diploid twin embryos in angiosperms. *Nature*, **156**, 173-174.

VAN OVERBEEK J., et *al.*, 1941. Chemical stimulation of ovule development and its possible relation to parthenogenesis. *Amer. J. Bot.*, **28**, 647-656.

POCHARD E., 1968. Isolation of ten primary trisomics in the progeny of a haploïd pepper plant (*C. annuum* L.). XII[e] *intern. Congr. Genet.* Tokyo, 1968 (à paraître).

RAMIAH K., et *al.*, 1933. Haploid plant in rice (*Oryza sativa*). *Curr. Sci.* (Mysore), **1**, 277-278. (in WEBBER 1940).

RANDALL T. E., RICK C. M., 1945. A cytogenetic study of polyembryony in *Asparagus officinalis* L. *Amer. J. Bot.*, **32**, 560-569.

RILEY R., LAW C. N., 1965. Genetic variation in chromosomes pairing. *Adv. Genet.*, **13**, 57-114.

ROUX J. B., CHIRINIAN G., 1959. Recherches d'haploïdes dans les variétés de Cotonnier *Upland* (*G. hirsutum*). *Coton Fibres trop.*, **14**, 357-362.

SILOW R. A., STEPHENS S. G., 1944. Twinning in cotton. *J. Hered.*, **35**, 76-78.

SKOVSTED A., 1939. Cytological studies in twin plants. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg* (Copenhague). *Ser. Phys.*, **22**, 427-446 (in WEBBER, 1940).

SNEEP J., 1953. The significance of andromonœcy for the breeding of *Asparagus officinalis* L. *Euphytica*, **2**, 89-95 & **224-228**.

THÉVENIN L., 1967. Les problèmes d'amélioration chez *Asparagus officinalis* L. I. Biologie et amélioration. *Ann. Amélior. Plantes*, **17** (1), 33-66.

THOMPSON D. L., 1954. Combining ability of homozygous diploid of corn relative to lines derived by inbreeding. *Agron. J.*, **46**, 133-136.

VASILYEV B. I., 1936. A haploid plant of durum wheat, *Triticum durum* DESF. *Trans.* (*Doklady*) *Acad. Sci., U. S. S. R.*, **1**, 5, 243-244.

WEBBER J. M., 1940. Polyembryony. *Bot. Rev.*, **6**, 11, 575-598.

YAMAMOTO Y., 1936. Ein haplo-diploides Zwillingspaar bei *Triticum vulgare*. *Bot. Mag.* (Tokyo), **50**, 573 (in COOPER, 1943).

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (4), 367-379.

NOMBRE DE PLANTES NÉCESSAIRES A LA MULTIPLICATION D'UN HYBRIDE AUTOTÉTRAPLOÏDE (1)

P. GUY

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86 - Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Pour un hybride autotétraploïde, sous réserve de panmixie et d'indépendance des plantes-mères, il est possible de calculer le nombre moyen d'allèles par locus contenus dans l'ensemble des individus d'une population hybride à effectif limité N. (voir formules 5 et 9 pour la F_1 ou l'état d'équilibre).

D'autre part, il est possible pour une précision et une dérive donnée de calculer la taille de l'échantillon représentatif de l'hybride en multiplication (tabl. 5 et 9).

INTRODUCTION

L'apparition d'hybrides autotétraploïdes multipliés en panmixie, les études expérimentales sur hybrides et variétés synthétiques posent le problème du nombre minimum de plantes à retenir lors du passage d'une génération à une autre, pour éviter les pertes alléliques ou les biais dus aux faibles populations. Les caractéristiques des populations limitées présentent une fluctuation autour de la population hybride supposée illimitée. Il est important de connaître l'amplitude de cette fluctuation et les facteurs la contrôlant. Nous nous placerons dans le cadre des hypothèses déjà admises (Y. DEMARLY, 1963 ; P. GUY et G. GENIER, 1967) c'est-à-dire : panmixie, absence de division pseudo-équationnelle, absence de mutations et de sélection et indépendance des plantes-mères de l'hybride quant aux allèles et aux structures ; cette dernière condition implique en général une fréquence faible de tous les allèles.

Nous étudierons l'action de la dérive fortuite en l'absence de toute pression systématique, c'est-à-dire l'évolution du nombre d'allèles et de leur fréquence en fonction de la taille de l'échantillon tant pour la première génération ou F_1 que pour l'hybride à l'équilibre panmictique.

(1) Cette publication recouvre en partie le travail d'une thèse de doctorat ès-sciences soutenue à la faculté des Sciences d'Orsay.

I. — INFLUENCE DU NOMBRE DE PLANTES RETENUES SUR LES PERTES ALLÉLIQUES

L'HÉRITIER (1954) nous rappelle que dans une population panmictique supposée illimitée, la fréquence p d'un gêne a reste constant, en l'absence de forces sélectives et de pression de mutation ; si la population est limitée, la valeur p va au contraire dériver au hasard dans le champ des valeurs possibles, mais ce mouvement sera évidemment arrêté définitivement, lorsqu'il atteindra les deux valeurs extrêmes : $p = 0$ et $p = 1$.

Nous nous intéresserons, dans une première étape, aux probabilités de pertes, c'est-à-dire à $p = 0$.

Considérons un hybride dont les plantes-mères l et l' sont de structures

l	y_1	et l'	y'_1
	y_2		y'_2
	y_3		y'_3
	y_4		y'_4
	y_5		y'_5

P. GUY, G. GENIER, 1967 (cf. tabl. 1)

Rappelons que la structure d'une plante est la répartition de son génome entre les 5 états possibles : *aaaa, aaab, aabb, aabc, abcd* et que y_1, y_2, y_3, y_4, y_5 sont les fréquences de ces états.

A. — *Hybride en première génération ou* F_1

Les structures nous donnent les probabilités d'absence ou de perte d'un allèle déterminé dans un gamète parental, c'est-à-dire dans une plante F_1 (tabl. 1).

TABLEAU I

Probabilité d'absence d'un allèle lorsqu'on tire au hasard un gamète d'un zygote parental

Structures	Probabilité de perte de chacun des allèles				Σ
	a	*b*	*c*	*d*	
y_1 monogénique *aaaa*	0	0	0	0	0
y_2 digénique simplex *aaab*	0	1/2	0	0	1/2 y_2
y_3 digénique duplex *aabb*	1/6	1/6	0	0	1/3 y_3
y_4 trigénique *aabc*	1/6	1/2	1/2	0	7/6 y_4
y_5 tétragénique *abcd*	1/2	1/2	1/2	1/2	2 y_5

Soit p_a, la probabilité d'absence ou de perte de l'allèle a dans un gamète parental, c'est-à-dire dans une plante F_1. La probabilité de perdre le gêne a lorsque nous tirons n gamètes parentaux, c'est-à-dire n plantes F_1 est $p_a{}^n$ (NITZCHE 1963).

Le nombre d'allèles perdus à un locus est la somme de chacun des allèles parentaux perdus à ce locus au cours du croisement.

TABLEAU 2

Probabilité de perte d'un allèle lorsque nous tirons n *plantes* F_1, *c'est-à-dire* n *gamètes de chacun des zygotes parentaux*

Structures	Probabilité de perte de chacun des allèles				Σ
	a	*b*	*c*	*d*	
y_1	0	0	0	0	0
y_2	0	$(1/2)^n$	0	0	$(1/2^n)\, y_2$
y_3	$(1/6)^n$	$(1/6)^n$	0	0	$2(1/6)^n y_3$
y_4	$(1/6)^n$	$(1/2)^n$	$(1/2)^n$	0	$[(1/6)^n + 2\,(1/2)^n] y_4$
y_5	$(1/2)^n$	$(1/2)^n$	$(1/2)^n$	$(1/2)^n$	$4\,(1/2)^n\, y_5$

Le nombre moyen d'allèles perdus par locus est donc obtenu en sommant les pertes moyennes de chacun des allèles parentaux.

Les tableaux 1 et 2 nous donnent les probabilités de perte de ces allèles. La sommation de ces tableaux pour les plantes-mères l et l' nous donnera donc la perte moyenne d'allèles par locus lorsque nous tirerons 1 ou n plantes F_1 au hasard.

$$\text{Perte 1 plante } F_1 = \frac{1}{2}(y_2 + y_2') + \frac{1}{3}(y_3 + y_3') + \frac{7}{6}(y_4 + y_4') + 2\,(y_5 + y_5') \quad (1)$$

$$\text{Perte } n \text{ plantes } F_1 = \left(\frac{1}{2}\right)^n (y_2 + y_2') + 2\left(\frac{1}{6}\right)^n (y_3 + y_3') + \left[\left(\frac{1}{6}\right)^n + 2\left(\frac{1}{2}\right)^n\right](y_4 + y_4') + 4\left(\frac{1}{2}\right)^n (y_5 + y_5')$$

$$\text{Perte } n \text{ plantes } F_1 = 2^{-n}(y_2 + y_2') + 2.6^{-n}(y_3 + y_3') + (6^{-n} + 2^{1-n})(y_4 + y_4') + 2^{2-n}(y_5 + y_5') \quad (2)$$

Nous connaissons le nombre moyen d'allèles par locus de l'ensemble de la population hybride supposée illimitée (3) (P. Guy, G. Genier, 1967) et les pertes alléliques (1) et (2).

$$\bar{f}_{pop} = y_1 + y_1' + 2(y_2 + y_2) + 2(y_3 + y_3') + 3(y_4 + y_4') + 4(y_5 + y_5') \quad (3)$$

nous pouvons estimer par différence le nombre moyen d'allèles contenu dans une sous-population d'une plante F_1 (4) ou de n plantes F_1 (5) tirées au hasard.

$$\bar{f}\,1 \text{ pl. } F_1 = y_1 + y_1' + \frac{3}{2}(y_2 + y_2') + \frac{5}{3}(y_3 + y_3') + \frac{11}{6}(y_4 + y_4') + 2\,(y_5 + y_5') \quad (4)$$

Remarquons que nous retrouvons le même résultat noté *f* Hpl que (P. GUY et G. GENIER, 1967).

$$\overline{fn\ pl.}\ F_1 = (y_1 + y'_1) + \left[2\text{-}\left(\frac{1}{2}\right)^n\right](y_2 + y'_2) + 2\left[1\text{-}\left(\frac{1}{6}\right)^n\right](y_3 + y'_3) + \left[3\text{-}\left(\frac{1}{6}\right)^n\text{-}2\left(\frac{1}{2}\right)^n\right](y_4 + y'_4) + 4\left[1\text{-}\left(\frac{1}{2}\right)^n\right](y_5 + y'_5) \quad (5)$$

L'expresion (5) tend vers l'expression (3) lorsque n augmente indéfiniment et elle est égale à l'expression (4) pour $n = 1$.

B. — *Cas d'un hybride à l'équilibre panmictique*

Une plante autotétraploïde à un locus donné possède 4 allèles différents ou non, les fréquences alléliques possibles à ce locus sont discontinues et appartiennent à l'ensemble $\left(\frac{1}{4}, \frac{1}{2}, \frac{3}{4}, 1\right)$. Les allèles d'un hybride entre 2 plantes-mères indépendantes, c'est-à-dire possédant à chaque locus des allèles tous différents, auront donc des fréquences appartenant à l'ensemble $\left(\frac{1}{8}, \frac{2}{8}, \frac{3}{8}, \frac{4}{8}\right)$. Ces fréquences sont définies par la structure des plantes-mères.

En absence de sélection et de mutation, les variations ne peuvent être le fait que d'une dérive fortuite, liée aux faibles populations.

La connaissance de ces fréquences (tabl. 3) nous permet d'établir la probabilité de perte de chaque allèle lorsque nous tirons n plantes au hasard. En effet, en conditions panmictiques, à l'équilibre, les allèles d'un locus sont indépendants et le tirage de n plantes au hasard est équivalent au tirage de 4 n allèles.

TABLEAU 3

Fréquences alléliques introduites par les différentes structures des plantes-mères dans le cas d'un hybride entre plantes indépendantes c'est-à-dire dont tous les allèles de l'une sont différents de tous les allèles de l'autre pour chacun des loci

Structures	Fréquences des allèles dans la population hybride			
	a	*b*	*c*	*d*
y_1 *aaaa*	4/8	0	0	0
y_2 *aaab*	3/8	1/8	0	0
y_3 *aabb*	2/8	2/8	0	0
y_4 *aabc*	2/8	1/8	1/8	0
y_5 *abcd*	1/8	1/8	1/8	1/8

Nous pouvons établir les pertes alléliques (NITZCHE 1963).

Comme dans le cas précédent (plantes F_1), ces tableaux nous permettent d'établir les pertes alléliques et le nombre moyen d'allèles contenus dans une sous-population d'une plante F_e (1) et de n plantes F_e tirées au hasard.

TABLEAU 4

Probabilité de perte d'un allèle lorsque nous tirons n *plantes de l'hybride à l'équilibre Fe*

Structures	Probabilité de perte de chacun des allèles			
	a	*b*	*c*	*d*
y_1	$\left(\frac{4}{8}\right)^{4n}$	0	0	0
y_2	$\left(\frac{5}{8}\right)^{4n}$	$\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$	0	0
y_3	$\left(\frac{6}{8}\right)^{4n}$	$\left(\frac{6}{8}\right)^{4n}$	0	0
y_4	$\left(\frac{6}{8}\right)^{4n}$	$\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$	$\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$	0
y_5	$\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$	$\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$	$\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$	$\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}$

$$\text{Perte 1 plante } F_e = \frac{1}{16}(y_1 + y_1') + \left[\left(\frac{5}{8}\right)^4 + \left(\frac{7}{8}\right)^4\right](y_2 + y_2') + 2\left(\frac{6}{8}\right)^4 (y_3 + y_3') + \left[\left(\frac{6}{8}\right)^4 + 2\left(\frac{7}{8}\right)^4\right](y_4 + y_4) + 4\left(\frac{7}{8}\right)^4 (y_5 + y_5') \quad (6)$$

$$\# 0{,}062\,(y_1 + y_1') + 0{,}74\,(y_2 + y_2') + 0{,}63\,(y_3 + y_3') + 1{,}49\,(y_4 + y_4') + 2{,}34\,(y_5 + y_5')$$

$$\text{Perte } n \text{ plantes } F_e = \left(\frac{1}{2}\right)^{4n}(y_1 + y_1') + \left[\left(\frac{5}{8}\right)^{4n} + \left(\frac{7}{8}\right)^{4n}\right](y_2 + y_2') + 2\left(\frac{3}{4}\right)^{4n}(y_3 + y_3') + \left[\left(\frac{3}{4}\right)^{4n} + 2\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}\right](y_4 + y_4') + 4\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}(y_5 + y_5') \quad (7)$$

$$\bar{f}_{pop} = (y_1 + y_1') + 2\,(y_2 + y_2') + 2\,(y_3 + y_3') + 3\,(y_4 + y_4') + 4\,(y_5 + y_5')$$

$$\bar{f}_1 \text{ pl } F_e = \left(\frac{1}{8}\right)^4 [(3\,840\,(y_1 + y_1') + 5\,166\,(y_2 + y_2') + 5\,600\,(y_3 + y_3') + 6\,190\,(y_4 + y_4') + 6\,780\,(y_5 + y_5')] \quad (8)$$

(1) Cette notation F_e est homologue de celle des diploïdes, la notation nord-américaine relative aux tétraploïdes serait 11 syn_e ; e = équilibre.

$$\neq 0{,}94\,(y_1 + y_1) + 1{,}26\,(y_2 + y_2) + 1{,}37\,(y_3 + y'_3) + 1{,}51\,(y_4 + y'_4) + 1{,}66\,(y_5 + y'_5)$$

$$\overline{fn}\ \text{pl.}\ F_e = (1\text{-}2^{-4n})\,(y_1 + y_1) + \left[2 - \left(\frac{5}{8}\right)^{4n} - \left(\frac{7}{8}\right)^{4n}\right](y_2 + y'_2) + 2\left[1 - \left(\frac{3}{4}\right)^{4n}\right](y_3 + y'_3) + \left[3 - \left(\frac{3}{4}\right)^{4n} - 2\left(\frac{7}{8}\right)^{4n}\right](y_4 + y'_4) + 4\left[1 - \left(\frac{7}{8}\right)^{4n}\right](y_5 + y'_5) \qquad (9)$$

Nous pouvons faire les mêmes remarques que précédemment : (9) tend vers (3) lorsque n augmente indéfiniment :

$$(9) = (8) \text{ pour } n = 1$$

Notons que (8) nous donne exactement le nombre total moyen d'allèles d'une plante d'un hybride à l'équilibre panmictique alors que l'étude de P. Guy et G. Genier, 1967 n'avait pu en donner qu'une valeur approchée.

Pour une sous-population de n plantes tirées au hasard la perte allélique est fonction :

de la taille de l'échantillon,
de la structure des plantes-mères de l'hybride,
de la génération de multiplication de l'hybride en panmixie.

Nous fixant une perte allélique maxima lors du passage d'une génération à une autre nous pouvons définir pour une structure donnée des plantes-mères, pour la F_1 ou l'état d'équilibre le nombre minimum de plantes nécessaires.

La résolution de l'inéquation :

$$\text{Perte allélique } n \text{ plantes} \leqslant \varepsilon \text{ donné}$$

dans quelques cas particuliers aboutit au tableau 5.

TABLEAU 5

Nombre de plantes minimum de l'échantillon pour une perte allélique moyenne absolue de 0,1 ; 0,01 ; 0,001 allèle

Plantes-mères	Génération	Perte allélique		
		0,1	0,01	0,001
Lignée pure (*aaaa*)	F_1	1	1	1
	Équilibre	2	2	3
Plante tétragénique (*abcd*)	F_1	7	10	13
	Équilibre	9	13	17

Pour une perte allélique donnée, la taille de l'échantillon doit être d'autant plus grande que les plantes-mères sont plus hétérogènes et que la multiplication est plus proche de l'état d'équilibre.

Ces résultats supposent la panmixie ; en effet s'il y a un certain taux d'autofécondation il est nécessaire d'augmenter le nombre de plantes retenues. D'autre part, il est nécessaire de tirer les plantes au hasard, il est donc important de veiller à l'échantillonnage et au besoin d'équilibrer les récoltes de graine plante par plante.

Le problème de la conservation qualitative des allèles se trouve résolu et nous voyons (tabl. 5) que dans le cas des autotétraploïdes une vingtaine de plantes suffisent pour que les pertes soient négligeables, mais nous pouvons nous poser le problème de la variation de ces fréquences autour des valeurs attendues.

II. — INFLUENCE DU NOMBRE DE PLANTES RETENUES SUR LES FRÉQUENCES ALLÉLIQUES

En absence de sélection et de mutation, cette dérive fortuite est liée aux effectifs limités.

A. — *Critère de variation des fréquences alléliques d'un hybride en première génération ou F_1*

A un locus, les 4 allèles d'une plante F_1, proviennent du tirage au hasard de 2 allèles à chacun des loci correspondants des deux plantes-mères.

La répartition des fréquences observées d'un allèle autour de la valeur moyenne de départ suit une loi binomiale.

L'écart type en est $\sqrt{\frac{PQ}{n}}$.

Soit x le coefficient de variation ou variation relative de la fréquence :
p la fréquence de l'allèle a dans la population hybride,
N le nombre de plantes.
Nous avons $P = 2p = Pr\ (a)$ dans la plante-mère,
$n = 2N$ nombre d'allèles tirés de la plante-mère.

$$\sqrt{\frac{PQ}{n}} = x\ p$$

soit $$\sqrt{\frac{2p\ (1 - 2p)}{2\ N}} = 2\ xp$$

$$\boxed{x = \sqrt{\frac{1 - 2p}{4N\ p}} \qquad N = \frac{1 - 2p}{4x^2\ p}}$$

Le coefficient de variation x de la fréquence d'un allèle est un critère des écarts entre fréquences attendues et fréquences observées, nous l'avons choisi comme paramètre de la variation de cette fréquence ; il y a une part d'arbitraire dans ce choix, qui se justifie par la simplicité des calculs ultérieurs.

B. — *Critère de variation des fréquences alléliques d'un hybride à l'équilibre*

A l'équilibre panmictique, tous les allèles d'un même locus sont indépendants ; il y a absence de liaison ou d'interaction (au sens d'absence d'association préférentielle) entre les allèles.

Le tirage de N plantes est donc équivalent au tirage de 4N allèles.

De même que précédemment pour l'hybride F_1 :

$$\sqrt{\frac{PQ}{n}} = xP$$

mais ici $n = 4N$, $P = p$

nous en déduisons $\sqrt{\frac{pq}{4N}} = xp$

$$x = \sqrt{\frac{1-p}{4\,Np}} \qquad N = \frac{1-p}{4x^2\,p}$$

C. — *Paramètre moyen de variation des fréquences alléliques pour un hybride entre plantes-mères indépendantes de structures quelconques*

Les chapitres précédents nous permettent d'établir pour une fréquence donnée à la première génération F_1 ou à l'état d'équilibre F_e, le coefficient de variation pour cette fréquence en fonction du nombre de plantes retenues lors du passage d'une génération à une autre (tabl. 6 et 7).

TABLEAU 6

Coefficient de variation x des fréquences alléliques en fonction de la taille de l'échantillon
(N = nombre de plantes)

Génération	*p* fréquences possibles			
	1/8	2/8	3/8	4/8
F_1	$\sqrt{\frac{3}{2N}}$	$\sqrt{\frac{1}{2N}}$	$\sqrt{\frac{1}{6N}}$	0
F_e	$\sqrt{\frac{7}{4N}}$	$\sqrt{\frac{3}{4N}}$	$\sqrt{\frac{5}{12N}}$	$\sqrt{\frac{1}{4N}}$

Il apparaît que le coefficient de variation est d'autant plus élevé que la fréquence est plus faible et que l'hybride est plus proche du niveau d'équilibre (tabl. 6).

Ces facteurs sont non négligeables ; le tableau 9 nous montre que 25 plantes F_1 d'un hybride entre lignées très inbred, I_{10}, sont aussi représentatives que 1 000 plantes à l'équilibre d'un hybride entre plantes peu inbred I_1, (le coefficient de variation des fréquences alléliques a la même valeur 3,7). Le coefficient de variation est inversement

proportionnel à $\sqrt{N}$ aussi, au-delà d'un millier de plantes les gains de précisions sont faibles et nécessitent des populations à effectifs très élevés qui ne peuvent être atteints que dans des conditions particulières ; à titre d'exemple, il y a dans un hectare de plantes-fourragères porte-graine au plus $5 \cdot 10^5$ plantes produisant des semences en quantité non négligeable.

TABLEAU 7

Coefficient de variation (en pour cent) *des fréquences alléliques pour quelques cas particuliers* (les lignes brisées séparent les coefficients de variation au seuil 1 et 10)

	Génération							
	Première F_1				Équilibre = F_e ou II Syn_e			
Fréquences possibles	1/8	1/4	3/8	1/2	1/8	1/4	3/8	1/2
Nombre de plantes								
10	39	22	13	0	42	27	20	16
25	24	14	8,2	0	26	17	13	10
10^2	12	7,1	4,1	0	13	8,7	6,5	5,0
10^3	3,9	2,2	1,3	0	4,2	2,7	2,0	1,6
10^4	1,2	0,71	0,4	0	1,3	0,87	0,65	0,50
10^6	0,12	0,07	0,04	0	0,13	0,09	0,06	0,05

Dans un hybride, nous n'avons pas une seule fréquence mais en fait la gamme $\left(\frac{1}{8}, \frac{1}{4}, \frac{3}{8}, \frac{1}{2}\right)$. La dérive des allèles d'un hybride à une génération donnée est donc caractérisée par 4 paramètres (les 4 coefficients de variation x). Ces 4 paramètres sont difficiles à utiliser en pratique puisqu'ils aboutiraient à déterminer 4 tailles différentes d'échantillons. Aussi, nous sommes amené à établir un seul paramètre ; le coefficient de variation moyen x, obtenu en tenant compte des coefficient de variation x (tabl. 6) et de la répartition des allèles entre les 4 fréquences possibles (tabl. 3).

C'est-à-dire que nous sommons les produits du coefficients de variation (tabl. 6) par la fréquence de l'allèle dans une structure (tabl. 3) par la fréquence de cette structure y_i.

Hybride en première génération F_1 (N = nombre de plantes de l'échantillon).

$$\bar{x}_{F_1} = \frac{1}{4\sqrt{N}} \left[\sqrt{\frac{3}{2}} (y_2 + y'_2) + \sqrt{2} (y_3 + y'_3) + \frac{1+\sqrt{3}}{\sqrt{2}} (y_4 + y'_4) + \sqrt{6} (y_5 + y'_5) \right] \quad (10)$$

$$\bar{x}_{F_1} \simeq \frac{1}{\sqrt{N}} [0{,}306 (y_2 + y'_2) + 0{,}354 (y_3 + y'_3) + 0{,}483 (y_4 + y'_4) + 0{,}612 (y_5 + y'_5).]$$

Hybride à l'équilibre panmictique

$$\bar{x}_{F_e} = \frac{1}{4\sqrt{N}}\left[(y_1 + y_1') + \frac{\sqrt{15}+\sqrt{7}}{4}(y_2 + y_2') + \sqrt{3}(y_3 + y_3') + \frac{\sqrt{3}+\sqrt{7}}{2}(y_4 + y_4') + \sqrt{7}(y_5 + y_5')\right] \quad (11)$$

$$x_{F_e} \simeq \frac{1}{\sqrt{N}}\left[(0{,}250\,(y_1 + y_1') + 0{,}407\,(y_2 + y_2') + 0{,}433\,(y_3 + y_3') + 0{,}548\,(y_3 + y_4') + 0{,}661\,(y_5 + y_5')\right]$$

Appliquons ces résultats aux données établies par Y. DEMARLY 1963.

TABLEAU 8

Structures de lignées après 0, 2, 10 générations d'autofécondation

Nombre de générations d'autofécondation (1)	Structure				
	y_1	y_2	y_3	y_4	y_5
I_0	0	0	0	0	100
I_2	2,8	22,2	27,8	44,4	2,8
I_{10}	72,3	15,7	11,8	0,2	ε

(1)Notation anglaise et française I, nord-américaine S.

Nous en déduisons le tableau 9.

TABLEAU 9

Coefficient de variation moyen $\bar{x}$ des fréquences alléliques d'un hybride en fonction du niveau de consanguinité des plantes-mères et de la génération de multiplication de l'hybride

(les lignes brisées séparent les coefficients de variation au seuil 1 et 10)

Génération de l'hybride	F_1				F_e ou II Syn_e			
Nbre d'autofécondation des plantes-mères.	I_0 (*abcd*)	I_2	I_{10}	$I\infty$ (*aaaa*)	I_1 (*abcd*)	I_2	I_{10}	$I\infty$ (*aaaa*)
Nombre de plantes 10	39	25	5,8	0	42	30	19	16
Tirées au hasard 25	24	16	3,7	0	26	19	12	10
Dans la population 100	12	7,9	1,8	0	13	10	6	5
Hybride 1 000	3,9	2,5	0,6	0	4,2	3,0	1,9	1,6

Nous voyons que pour une précision ou une dérive attendue (c'est à-dire pour un coefficient de variation donné) le numéro de la génération et l'hétérogénéité des plantes-mères sont très importants.

A titre d'exemple ($x = 3{,}7$ p. 100).

	25 plantes d'un hybride F_1 entre plantes-mères			I_{10}
Sont équivalentes à :	300	—	à l'équilibre F_e	— I_{10}
—	1 000	—	F1	— I_0
—	1 500	—	à l'équilibre F_e	— I_0

Nous retrouvons les conclusions du chapitre précédent, pour un coefficient de variation donné des fréquences, c'est-à-dire pour une dérive donnée, la taille de l'échantillon doit être d'autant plus grande que les plantes-mères sont plus hétérogènes et que la multiplication est plus proche du niveau d'équilibre.

Du point de vue pratique comment déterminer le nombre de plantes à retenir ?

Il faut d'abord connaître la structure des plantes-mères.

Cette structure est obtenue moyennant quelques hypothèses :

— en ce qui concerne les autofécondations à l'aide des expressions de DEMARLY (1963), dont BUSBICE et WILSIE (1966) ont tiré des tableaux évitant tout calcul ;

— en ce qui concerne les hybrides à l'aide des expressions de P. GUY et G. GENIER (1967).

Il faut se fixer la précision désirée ε et résoudre l'inéquation :

$$\boxed{\bar{x}F_1 \text{ ou } \bar{x}Fe \leqslant \varepsilon \text{ donné}} \qquad \text{cf. (10) et (11)}$$

Ces résultats tiennent compte du coefficient de variation moyen des fréquences alléliques, nous avons déjà vu en fait qu'il y a quatre coefficients de variation attachés aux quatre fréquences possibles $\left(\frac{1}{8}, \frac{1}{4}, \frac{3}{8}, \frac{1}{2}\right)$; il est également possible de déterminer la taille des échantillons en se plaçant dans le cas le plus défavorable, c'est-à-dire en bornant le coefficient de variation le plus élevé. Cela revient à ne considérer que la fréquence 1/8, c'est-à-dire à considérer que toutes les plantes-mères sont tétragéniques (*abcd*). Le nombre de plantes à retenir est alors plus élevé, surtout en première génération ou F_1. Les modalités de calcul sont identiques, il suffit de consulter les tableaux 6 et 7 (colonne 1/8).

Les conclusions générales restent identiques.

Le maintien des fréquences alléliques lors du passage d'une génération à une autre exige beaucoup plus de plantes que le seul maintien de la présence de ces allèles.

DISCUSSION

Cette étude permet pour une précision fixée *a priori* (perte maxima d'allèle, coefficient de variation maximum des fréquences) d'établir le nombre de plantes à retenir lors du passage d'une génération de multiplication à une autre.

Parmi les hypothèses importantes figure l'indépendance des plantes-mères ; en fait s'il n'y a pas indépendance le risque de dérive diminue puisque les fréquences alléliques sont sous-estimées. Les résultats obtenus sont alors des limites supérieures et le but de cette étude reste atteint ; figurent également les hypothèses de panmixie, et de tirage au hasard qui au contraire peuvent amener à augmenter le nombre de plantes retenues et à pondérer les récoltes de chaque plante dans le cas de faibles populations.

Ce risque est calculé pour le passage d'une génération à une autre ; dans le cas où il y a n générations de multiplications, la perte allélique est approximativement multipliée par n et le coefficient de variation moyen par $\sqrt{n}$.

Il y a deux cas particuliers importants :

1. le cas de la multiplication d'un hybride comme variété et alors, en général, étant donné les coefficients de multiplication courants, seule la première génération F_1 a un nombre réduit d'individus ;

2. le cas où la F_1 « stock de départ » de l'hybride est épuisée et où nous voulons repartir d'une génération ultérieure ; il est alors nécessaire de repartir d'un nombre de plantes supérieur.

Ces 2 cas particuliers se résolvent simplement à partir des expressions (10) et (11).

CONCLUSIONS

Nous avons vu que pour les plantes autotétraploïdes, dans le cadre d'hypothèses qui sont principalement la panmixie et le tirage au hasard de l'échantillon, il est possible de déterminer pour une précision donnée, le nombre minimum de plantes à retenir lors de la multiplication d'un hybride (tabl. 5 et 9).

Une vingtaine de plantes sont suffisantes pour éviter pratiquement toute perte allélique, c'est-à-dire pour conserver la richesse allélique d'un hybride (tabl. 5) ; par contre pour stabiliser les fréquences de ces allèles (par exemple coefficient de variation moyen inférieur à 10 p. 100) il faudra suivant la structure des plantes-mères une sous-population de 10 à 250 plantes (tabl. 9).

En dehors des applications pratiques de cette étude qui permet de définir la taille des « départs de variétés » de façon un peu moins empirique, nous voyons une application théorique importante : il est possible de calculer le nombre moyen d'allèles par locus dans une plante hybride et aussi dans une sous-population à effectif limité N (voir formules (5) et (9).

Reçu pour publication en juin 1968.

SUMMARY

NUMBER OF PLANTS REQUIRED FOR PRODUCTION OF AN AUTOTETRAPLOID HYBRID

The coming out of autotetraploid hybrids produced under panmixia, and experimental and theoretical studies on hybrids and synthetic varieties, immediately raise the problem of the minimum number of plants to be kept from one generation to another in order to avoid allelic losses or deviations due to small populations.

NITZCHE (1963) tackled the problem in the case of diploids. The present study deals with the case of an autotetraploid hybrid produced under panmixia. The initial hypothesis are those of DEMARLY (1963,) P. GUY and GENIER (1967,) the chief ones being :

— panmixia,

— the independence of the mother-plants regarding structures and alleles (*i. e.* all the alleles of one parent are different from all the alleles of another parent),

— the absence of double reduction : $\alpha = 0$.

The total number of alleles contained in a hybrid population of limited size N is calculated both for the first generation F_1 and for the state of equilibrium F_e (see 5 and 9). For a given loss of alleles, this allows to calculate the number of plants to be retained in the first and advanced generations.

A criterion of random deviation, *i. e.* the difference between the expected and the observed allelic frequencies, is defined. This parameter is the mean variation coefficient of the allelic frequencies $\bar{x}$ (see formulae (10) and (11)).

For a given deviation or a loss of alleles (see formule 10, 11, 2 and 7), the more heteregeneous the mother-plants are and the closer the generation is to the level of equilibrium (tables 5, 6 and 9), the larger the size of the sample must be.

From the practical standpoint, to 10 20 plants suffice to maintain the allelic richness of the hybrid (table 5), but 10 to 250 plants are needed to stabilize these frequencies with a mean variation coefficient $\bar{x}$ of 10 p. 100 (table 9).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BUSBICE T. H., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotétraploids with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica* **15**, 1, 52-67.

DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **13**, 307-400.

GILLET M. Communication personnelle.

GUY P., GENIER G., 1967. Structure et évolution au cours des générations de multiplication en panmixie d'un hybride autotétraploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 277-290.

L'HÉRITIER Ph. 1954. *Traité de génétique* t. 2. *La génétique des populations*, Presses Universitaires de France. Paris.

NITZCHE W., 1963. Zur Theorie der Erhaltungszucht bei Frendbefruchtern. *Z. Pflanzenzücht.*, **50** (3), 308-314.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (4), 381-390.

L'EMPLOI DU PROTOXYDE D'AZOTE DANS LA CRÉATION DE VARIÉTÉS AUTOTÉTRAPLOÏDES CHEZ LE TRÈFLE VIOLET (*TRIFOLIUM PRATENSE* L.)

J. BERTHAUT

avec la collaboration technique de Nicole BERTHAUT et R. PELLETIER

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Centre-Est, 21 - Dijon
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Après un rappel des difficultés rencontrées dans les traitements sur jeunes plantules par des substances en solution, une méthode de doublement du zygote par le protoxyde d'azote gazeux sous pression est exposée. Elle permet d'éviter la formation de chimères mixoploïdes.

TRAVAUX ANTÉRIEURS

Depuis plusieurs années, nous nous sommes attaché à l'amélioration des techniques de doublement permettant l'obtention de trèfles violets autotétraploïdes (J. BERTHAUT, 1965). Nos premiers travaux nous permettaient d'obtenir, par immersion de jeunes plantules (graines préalablement mises à germer pendant 48 heures) dans une solution de colchicine à 0,05 p. 100 pendant une heure sous vide partiel, 35 p. 100 de l'effectif de départ rendu tétraploïde. Parmi ces 35 p. 100 il fallait distinguer 28 p. 100 de chimères mixoploïdes et 7 p. 100 seulement de tétraploïdes vrais.

Si cette technique, encore bien imparfaite, nous a procuré un matériel d'étude intéressant, permettant, en particulier, la comparaison de couples « isogéniques » ne différant que par le niveau de ploïdie (P. MANSAT et J. PICARD, 1966), il nous a paru nécessaire de poursuivre nos essais d'amélioration, pour éviter la formation de chimères mixoploïdes et augmenter la fidélité de doublement des populations de départ.

En effet, si on envisage une méthode d'obtention de variétés synthétiques tétraploïdes qui repose sur une sélection faite au niveau diploïde, il est important de disposer d'un noyau de départ tétraploïde suffisamment abondant, l'allogamie obligatoire, suite de l'autoincompatibilité, chez le trèfle violet, rendant vain jusqu'ici tout espoir de disposer d'homozygotes, qui, seuls, pourraient faire l'objet de plusieurs générations de multiplication sans modification de structure.

Traitements à la colchicine

L'augmentation de la durée du traitement (3 heures au lieu de une heure), le choix d'un stade plus précoce du développement de la plantule (36 heures de germination préalable au lieu de 47) ont permis d'améliorer sensiblement les taux de réussite précédemment enregistrés). Les résultats obtenus en fonction de la concentration de la solution de colchicine utilisée sont donnés par le tableau 1.

TABLEAU 1

Effets de différentes concentrations de la solution de colchicine dans laquelle sont immergées des graines de trèfle violet mises à germer préalablement pendant 36 heures

Durée de l'immersion (sous vide partiel) : 3 heures
(Semences de la variété commerciale *Goliath :* lots de 100 plantes traitées dans chaque cas)

Concentration de la solution de colchicine (%)	Taux de mixoploïdes	Taux de tétraploïdes vrais	Total Mixo + tétra	Mortalité	Diploïdes	Non observés (tardifs)
0,050	51	26	77	7	14	2
0,100	11	33	44	47	9	
0,200	12	19	31	66	3	

Effets conjugués de la colchicine et de la griséofulvine

A la suite des travaux de G. Deysson (1964) sur la griséofulvine, substance qui renforce les propriétés mitoclasiques de la colchicine, il paraissait possible d'améliorer les résultats précédents en ajoutant de la griséofulvine aux solutions de colchicine utilisées.

Deux essais ont été entrepris pour juger de ces possibilités. Nous espérions, grâce à la griséofulvine :

a) pouvoir diminuer la concentration en colchicine de la solution employée, ce qui aurait pu permettre d'effectuer des traitements à un stade plus précoce sans élévation du taux de mortalité ;

b) pour une même concentration en colchicine, accroître très fortemeent la proportion des tétraploïdes complets (au risque d'une élévation sensible du taux de mortalité).

Les résultats de ces essais sont donnés par le tableau 2.

TABLEAU 2

Action de la griséofulvine sur des traitements par immersion dans des solutions de colchicine de graines mises à germer préalablement pendant 24 heures

Durée de l'immersion : 3 heures
(Semences de la variété commerciale *Goliath :* lots de 100 plantes traitées dans chaque cas)

N° de l'essai	Solutions utilisées (%)	Taux de mortalité	Taux de tétraploïdes complets
I	1. Colchicine à 0,050	31	13
	2. Colchicine à 0,033 ..... + griséofulvine à 0,01	32	7
II	1. Colchicine à 0,05	11	18
	2. Colchicine à 0,05 ..... + griséofulvine à 0,01	28	27

La diminution de la concentration en colchicine n'a pas entraîné une diminution du taux de mortalité (essai n° I).

A concentration en colchicine égale (essai n° II), l'adjonction de griséofulvine semble bien entraîner une certaine augmentation du taux en tétraploïdes complets, mais celle-ci semble faible en regard de l'élévation sensible de la mortalité.

L'addition de griséofulvine devrait, en principe, permettre le doublement d'un nombre maximum des cellules en voie de division au moment du traitement.

Malheureusement, pendant la germination de la graine, il semble que l'entrée en activité des zones d'initiation soit assez échelonnée, ce qui rend pratiquement vain l'espoir d'éviter la formation de chimères mixoploïdes par ce type de traitement.

Doublement précoce

Cherchant une autre voie, nous avions, sans succès, tenté de doubler le niveau de ploïdie des gamètes en traitant les capitules au moment de la méiose — soit par imbibition, soit par injection, soit par alimentation pétiolaire — avec des solutions de colchicine, lorsque les publications de KIHARA et TSUNEWAKI (1960) suivant celles d'OSTERGREN (1954 et 1957) nous persuadaient de l'intérêt d'emploi des substances stathmocinétiques gazeuses en général, et du protoxyde d'azote en particulier.

Les agents gazeux présentent sur les produits en solution l'avantage de permettre un meilleur contrôle de la durée du traitement. En effet, comme l'ont montré J. FERGUSON, S. W. HAWKINS et D. DOXEY (1950), la concentration en substance gazeuse à l'intérieur des cellules est fonction de la pression. Travaillant sur racines d'*Allium cepa*, ces auteurs avaient déterminé que la pression minima requise pour obtenir une concentration suffisant à provoquer le doublement par le protoxyde

d'azote était approximativement de 6 atmosphères. Le retour en atmosphère ordinaire suffit à mettre fin presque instantanément à l'action stathmocinétique du gaz, son évacuation étant immédiate.

C'est cette souplesse d'emploi qui a permis à J. MONTEZUMA de CARVALHO (1967) travaillant sur *Datura stramonium* et sur *Solanum phureja*, de mettre au point une technique d'obtention d'haploïdes par traitement de la dernière mitose qui, dans les tubes polliniques, donne naissance normalement aux deux gamètes mâles.

Il nous paraissait donc possible de traiter au protoxyde d'azote des capitules de *Trèfle violet* pollinisés préalablement, le moment du traitement devant être choisi pour obtenir le doublement du nombre chromosomique du zygote dès sa première division.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel végétal était constitué par des plantes issues de croisements entre les différentes familles consanguines (3 générations de croisements frère × sœur) retenues comme composants de la variété synthétique P_{28}, créée par la Station d'Amélioration des Plantes de Dijon.

Des plantes issues de croisements différents ont été interpollinisées ; ce sont ces capitules qui ont été soumis aux traitements.

L'appareillage, assez semblable à celui utilisé et décrit par ÖSTERGREN (1954), est essentiellement constitué d'une enceinte de forme cylindrique en tôle d'acier épaisse. La base supérieure du cylindre est un couvercle amovible à serrage étanche sur joint. Sur ce couvercle, deux vannes permettent l'admission et l'évacuation du protoxyde d'azote. Celui-ci provient d'une bouteille sous pression munie d'un détendeur.

L'enceinte est équipée d'un manomètre de contrôle et d'une soupape de sûreté ; l'ensemble est éprouvé pour des pressions d'utilisation pouvant atteindre 15 bars.

Pour déterminer l'intervalle de temps séparant la pollinisation de l'entrée en division du zygote, une étude cyto-embryologique préalable, analogue à celle entreprise à la même époque par T. MACKIEWICZ (1965) a été faite.

Après pollinisation, les fleurs ont été fixées au Carnoy, conservées au Farmer, incluses dans la paraffine, puis sectionnées à 6 ou 10 µ d'épaisseur. La coloration a été faite au Feulgen avec pararosaniline.

Cette étude nous a permis de reconnaître que, à des températures proches de 20°C, la première division du zygote se produisait 30 à 40 heures après le moment de la pollinisation.

Compte tenu de ce renseignement, différents essais de traitement ont été entrepris en faisant varier :

la durée du traitement ;
l'intervalle de temps entre la pollinisation et le début du traitement ;
la pression utilisée.

L'appareil avait été conçu pour traiter, sur des végétaux cultivés en pots, des inflorescences *in situ*. Les premières plantes ainsi traitées ayant rapidement décliné, nous avons été amenés par la suite à traiter les inflorescences coupées et placées dans des tubes contenant une solution nutritive. Les meilleurs résultats ont été obtenus par l'emploi d'une solution de Chrysal (1), contenant, outre les éléments nutritifs, des substances bactéricides non phytotoxiques.

Les croisements sont effectués en place manuellement et les inflorescences sont coupées et mises en solution nutritive au moment du traitement. Après celui-ci, les fleurs sont placées, pour la production de graines, dans une chambre climatisée (éclairement : 7 000 lux, 16 heures sur 24 ; température : 20°C ; hygrométrie : 70-80 p. 100).

Trente jours après, les capitules peuvent être séchés et battus.

Le contrôle du traitement est opéré en deux étapes successives :

1. un dénombrement chromosomique effectué sur le méristème radiculaire de la plantule, selon la méthode de G. J. SPECKMANN (1955), permet de contrôler la réponse au traitement ;

2. l'examen du pollen d'une inflorescence par rameau principal selon la technique de Ch. FUNKE (1956) permet de confirmer le premier résultat et de dépister d'éventuelles chimères mixoploïdes.

(1) Chrysal : marque commerciale, Bendien N. V. Naarden Holland.

TABLEAU 3

TABLEAU 3

Résultats des traitements sous pression — Durée des traitements : 4 heures

Dans la colonne 4*x*, les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de plantes dont le contrôle pollinique a été fait sur plus de 5 rameaux, les autres n'ont été que partiellement contrôlées. Sont désignées par ε des graines de taille anormalement petite, incapables de germer

Traitements		Pression (bars)	Durée en heures entre pollinisation et début du traitement	Nombre de		Fertilité (nombre de graines pour 100 fleurs pollinisées)	Nombre de plantes examinées				Taux de réussite (%)
Date	N°			fleurs pollinisées	graines obtenues		2 *x*	4 *x* vraies	chimères	total	
1966											
7-3	1	10	20	348	0 (+ 25 ε)	0					
10-3	2	10	21	275	0	0					
14-3	3	6	24	467	270	57,8	1	26 (21)	0	27	96,3
17-3	4	9	7	485	23 (+ 3 ε)	4,8	3	4 (3)		7	57,1
21-3	5	8	30	380	21 (+ 2 ε)	5,5	7	12 (9)	3	22	54,5
28-3	6	9	31	190	0	0					
4-4	7	9	26	N (élevé)	0	0					
14-4	8	8	24	N (élevé)	38	?	1	5 (4)	0	6	83,3
25-4	9	7	24	330	114	34,5					
9-5	10	7	24	?	18	?					
24-5	11	6	24	N (élevé)	230	?	1	10	0	11	90,9
1967											
13-1	12	6,5	24	?	22	?					
15-2	13	6,5	24	452	134	29,6	5	29 (25)	3	37	78,4
21-2	14	6,5	24	521	106	20,3					
28-2	15	7,5-6,5	27	470	70	14,9	0	11 (11)	0	11	100,0
2-3	16	6,5	24	165	50	30,3					
13-3	17	6,5	20	384	83	21,6	2	12 (12)	0	14	85,7
20-3	18	6,5	21	450	134	29,8					
21-3	19	—		80	8	10,0					
22-3	20	6,5	24	170	10	5,9					
						Totaux	20	109 (85)	6	135	
Air comprimé											
29-3	21	6,25	24	510	140	27,5	34	0	0	34	0
26-4	22	6	24	440	169	38,4	40	0	0	40	0
22-5	23	10	24	300	25	8,3					
24-5	24	11	24	340	35	10,3	35	0	0	35	0

RÉSULTATS — DISCUSSION

Les premiers essais entrepris en 1965 nous avaient indiqué que le protoxyde d'azote utilisé à la pression atmosphérique était sans action sur les divisions du zygote. Des essais successifs avaient produit 217 graines ; toutes les plantules qui en furent issues s'avérèrent entièrement diploïdes.

Il a été vérifié par la suite que la pression seule était sans action sur le déroulement des premières mitoses du zygote.

L'air comprimé a été utilisé à cet effet à des pressions allant de 6 à 11 bars. Toutes les plantes examinées se sont révélées diploïdes.

Le tableau 3 présente l'ensemble des traitements effectués sous pression. On peut y voir que l'augmentation de la pression entraîne une diminution de la fertilité, aussi bien lorsqu'on traite à l'air comprimé qu'au protoxyde d'azote (voir également tabl. 4 et fig. 1).

TABLEAU 4

Influence de la pression sur la fertilité observée et sur la réussite des traitements au protoxyde d'azote

N° du traitement	Pression utilisée (bars)	Fertilité observée	Taux de réussite (%)
3	6	57,8	96,3
9	7	34,5	—
5	8	5,5	54,5
4	9	4,8	57,1
6	9	0	—
7	9	0	—
1	10	0	—
2	11	0	—

L'effet escompté est atteint, pour le protoxyde d'azote, avec une pression de 6 bars (voir FERGUSON, HAWKINS et DOXEY).

Cette pression de 6 bars semble être une pression critique, car au-delà la fertilité décroît très rapidement. En effet, après avoir reconnu la valeur de ce seuil, nous avons voulu, la seconde année, assurer la réussite de nos traitements en utilisant des pressions minima de 6,5 bars. Sur les huit traitements ainsi effectués, la fertilité observée (nombre de graines récoltées pour 100 fleurs pollinisées), n'a jamais dépassé 30 p. 100).

La réussite des traitements est exprimée dans la dernière colonne du tableau 3 en pourcentage de plantes entièrement tétraploïdes par rapport au nombre de plantes examinées.

Elle est fonction en particulier du moment du traitement. Les traitements n° 4 et 5, ayant donné les moins bons résultats ont été en effet commencés respectivement

7 heures et 30 heures après le moment de la pollinisation, alors que tous les autres ont débuté 24 heures après la pollinisation et ont donné de bien meilleurs résultats.

Les essais entrepris en 1967 avaient pour but de vérifier la répétabilité des résultats obtenus et de permettre l'examen d'un plus grand nombre de plantes.

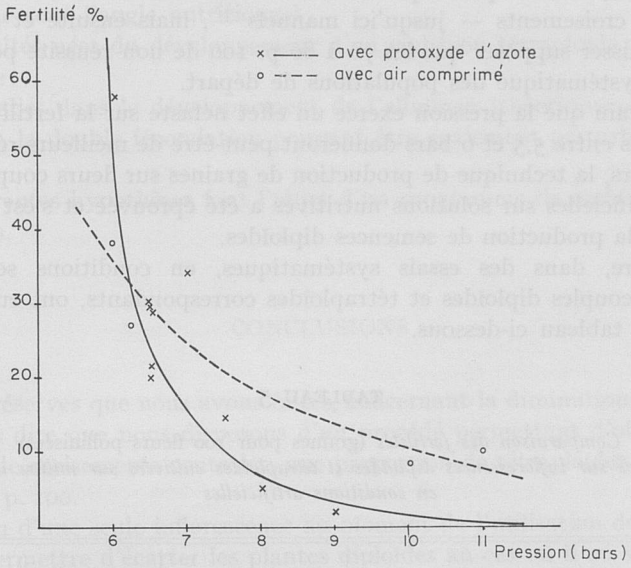


FIG. 1. — *Influence de la pression sur la fertilité observée*
———— avec emploi de N_2O
— — — — avec emploi d'air comprimé

Seules les plantes issues des essais n° 13, 15 et 17 ont pu être examinées jusqu'ici. Il convient de préciser que les plantes qui ont servi pour le traitement n° 15 étaient dans un local absolument étanche aux pollinisateurs alors que ce n'était pas le cas pour les traitements n° 13 et 17. Ce traitement a donné un taux de réussite de 100 p. 100 ; les résultats imparfaits des deux autres pourraient être dus à des pollinisations incontrôlées antérieures au croisement manuel. Certains zygotes seraient ainsi entrés en division bien avant le début du traitement.

Un contrôle parfait de la pollinisation permettrait sans doute d'éviter ces accidents.

Si le tableau 3 mentionne la présence de trois chimères dans le traitement n° 5 et de trois chimères dans le traitement n° 13, il faut signaler qu'il s'agit de chimères mixoploïdes d'un type très particulier, non pas sectoriales, comme celles que nous observions après traitement à la colchicine, mais de type transversal, possédant un appareil radiculaire entièrement tétraploïde et un appareil aérien entièrement diploïde, ces plantes étant semblables à des sujets greffés au niveau du collet.

La présence de ces chimères qui semble indiquer l'apparition précoce de la polarité chez l'embryon, pourrait être due dans les deux cas à un traitement un peu trop tardif, le n° 5 ayant été effectué 30 heures après la pollinisation, et le n° 13 pouvant contenir des plantes pollinisées par des insectes avant la pollinisation manuelle (voir ci-dessus). Si telles sont bien les raisons de la présence de ces chimères, le seul

problème à résoudre pour pouvoir utiliser à grande échelle cette méthode de doublement serait celui de l'amélioration de la fertilité observée, c'est-à-dire du rendement en graines de l'opération.

La fertilité observée (20 à 30 p. 100, dans la plupart des essais) ne nous paraît pas satisfaisante, d'abord parce qu'elle rendrait nécessaire l'exécution d'un nombre trop élevé de croisements — jusqu'ici manuels —, mais ensuite et surtout parce qu'elle peut laisser supposer que les 70 à 80 p. 100 de non réussite peuvent causer un troncage systématique des populations de départ.

Il est certain que la pression exerce un effet néfaste sur la fertilité. Des traitements effectués entre 5,5 et 6 bars donneront peut-être de meilleurs résultats.

Par ailleurs, la technique de production de graines sur fleurs coupées placées en conditions artificielles sur solutions nutritives a été éprouvée et s'est révélée satisfaisante pour la production de semences diploïdes.

Par contre, dans des essais systématiques, en conditions semblables, des ensembles de couples diploïdes et tétraploïdes correspondants, ont eu des fertilités rapportées au tableau ci-dessous.

TABLEAU 5

Comparaison des fertilités (graines pour 100 fleurs pollinisées) *observées sur inflorescences diploïdes et tétraploïdes cultivées sur milieu nutritif en conditions artificielles*

	Fertilité des diploïdes (%)	Fertilité des tétraploïdes correspondants (%)
Essai I (chambre climatisée)	26,4	6,2
Essai II (enceinte climatisée de fabrication artisanale).....	30,3	2,4

Si elle convient bien aux diploïdes, la technique est donc nettement moins favorable à l'obtention de semences chez les tétraploïdes. Cette différence de fertilité entre $2x$ et $4x$ est de 2 à 6 fois plus élevée que celle normalement observée *in situ*.

Quant à l'obtention de semences tétraploïdes sur un organisme diploïde, ce qui est le but des traitements au protoxyde d'azote, elle semble poser des problèmes particuliers.

Un programme général visant l'obtention de diploïdes et tétraploïdes correspondants, a permis de recueillir les données ci-dessous :

croisements sur fleurs coupées traitées au protoxyde d'azote, fertilité : 1
croisements sur fleurs coupées non traitées, fertilité : 9,6
croisements en champ (conditions naturelles), fertilité : 7,0

Ces chiffres montrent encore que la technique de production de semences en conditions artificielles, très satisfaisante pour les semences diploïdes (1,38 fois meilleure que la production en conditions naturelles), n'est pas adaptée à la production

de semences tétraploïdes sur un organisme diploïde, tout au moins dans ces conditions.

Plusieurs phénomènes peuvent être mis en cause pour expliquer cette mauvaise réussite :

— besoins physiologiques des $4x$ différents de ceux des $2x$ aussi bien sous l'angle climatique que sous l'angle nutritionnel ;

— difficultés nées du développement d'un embryon tétraploïde sur un sporophyte diploïde ;

— anomalies dans le développement de l'albumen (théoriquement de niveau de ploïdie $6x$), la double fécondation pouvant être également perturbée par le traitement.

Ces différentes hypothèses font l'objet d'un programme de recherches actuellement en cours.

CONCLUSIONS

Avec les réserves que nous avons faites, concernant la diminution de la fertilité, nous pouvons dire que nous disposons d'un procédé permettant d'obtenir, dans la descendance de croisements contrôlés, une proportion de tétraploïdes vrais pouvant atteindre 100 p. 100.

L'examen d'une seule inflorescence au moment de l'utilisation des plantes produites doit permettre d'écarter les plantes diploïdes au cas où il en subsisterait ; le contrôle et l'utilisation des plantes sont grandement simplifiés par l'absence complète de chimères sectoriales.

Ces avantages liés à l'état gazeux du produit stathmocinétique permettent d'envisager l'emploi de cette technique pour la création de variétés synthétiques autotétraploïdes à l'échelle commerciale.

Ils peuvent également permettre d'envisager d'autres utilisations du protoxyde d'azote, en particulier pour l'obtention d'haploïdes et de diploïdes homozygotes.

Reçu pour publication en juin 1968.

SUMMARY

THE USE OF NITROUS OXIDE IN THE PRODUCTION OF AUTOTETRAPLOID CULTIVARS OF RED CLOVER « TRIFOLIUM PRATENSE L. »

Previous work on chromosome doubling of young seedlings by means of colchicine solutions is first reviewed. It seems impossible to avoid the formation of sectorial chimeras by this way.

Treatments with nitrous oxide have been tested on pollinated flowers. The best results are obtained with a 6 bars pressure, the treatment beginning 24 hours after pollination and lasting 24 hours. The zygote is then at its first mitosis ; resulting embryos are, as a rule, entirely $4x$. In strictly controled conditions a rate of 100 p. 100 of tetraploid plants has been obtained in the offspring of treated flowers.

Flower-heads are grown in artificial conditions in a satisfactory way, but pressure has an injurious effect on fertility.

It seems also difficult to obtain a tetraploid embryo on a diploid sporophyte.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERTHAUT J., 1965. Obtention de Trèfles violets tétraploïdes. Quelques essais d'amélioration des techniques de doublement. *Ann. Amélior. Plantes*, **15**, 1, 37-51.

DEYSSON G., 1964. Sur les propriétés antimitotiques de la griséofulvine. *Ann. pharm. fr.*, **22**, 1, 17-25.

DEYSSON G., 1964. Influence de la griséofulvine sur les propriétés antimitotiques de la colchicine. *Ann. pharm. fr.*, **22**, 2, 89-95.

FERGUSON J., HAWKINS S. W., DOXEY D., 1950. C-mitotic action of some simple gases. *Nature*, **165** 1021-1022.

FUNKE Ch., 1956. Vergleichende morphologische und physiologische Untersuchungen am Pollen diploïder und autotetraploïder Kulturpflanzen. *Z. Pflanzenzücht.*, **36**, 2, 165-196.

KIHARA H., TSUNEWAKI H., 1960. Production of polyploid wheat by nitrous oxide. *Proc. Jap. Acad.*, **36**, 658-663.

MACKIEWICZ T., 1965. Low seed-seeting in tetraploid red clover (*Trifolium pratense* L.) in the light of cyto-embryologic analyses. *Genet. Pol.*, **6**, 1-2, 5-39.

MANSAT P., PICARD J., 1966. Création de tétraploïdes et sélection préalable au niveau diploïde. *Acta Agric. Scand.*, **16**, 33-37.

MONTEZUMA DE CARVALHO J., 1967. The effect of N_2O on pollen tube mitosis in styles and its potential significance for inducing haploidy in potato. *Euphytica*, **16**, 190-198.

NYGREN A., 1955. Polyploids in *Melandrium* produced by nitrous oxide. *Hereditas*, **41**, 287-290.

ÖSTERGREN G., 1954. Polyploids and aneuploids of *Crepis capillaris* produced by treatment with nitrous oxide. *Genetica*, **27**, 54-64.

ÖSTERGREN G., 1957. Production of polyploids and aneuploids of *Phalaris* by means of nitrous oxide. *Hereditas*, **43**, 512-516.

SPECKMANN G. J., 1955. A rapid laboratory method for cytological control in polyploidy breeding. *Euphytica*, **15**, 163-166.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (4), 391-403.

L'ÉFFET DE L'EXTÉRIORISATION DE LA PRÉCOCITÉ DE MONTAISON, INDUITE PAR LA VERNALISATION, SUR LA CAPACITÉ DE COMPÉTITION (1)

J. NGUYEN VAN

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, 86- Lusignan
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

A partir d'une population isogénique, nous avons réussi à créer artificiellement deux types d'individus, les uns ayant la capacité d'effectuer la montaison, les autres restant à l'état végétatif. L'analyse des relations entre ces deux types isogéniques nous a amené aux conclusions suivantes :

La capacité « de compétition » a pour cause principale dans cette étude, un caractère d'agressivité : la précocité de montaison. Il n'apparaît pas, au moins dans ce cas particulier, qu'une commande polygénique spécifique conditionne nécessairement cette aptitude à la compétition.

Nous avons démontré par ailleurs que la précocité de montaison, en s'extériorisant, crée une situation contraignante par ombrage ; cependant, ceci ne pourrait affecter les autres compétiteurs que lorsque la quantité de lumière interceptée atteint un seuil critique.

Enfin, nous avons mis en évidence des corrélations entre les caractères morpho-physiologiques et la capacité de compétition, démontrant ainsi que pour cette dernière, la commande polygénique n'est qu'indirecte.

INTRODUCTION

Divers auteurs se sont attachés à l'analyse des causes de la capacité compétitive, mais leurs conclusions sont malheureusement assez divergentes. La plupart, comme CHRISTIAN et GRAY (1941), CLEMENTS (1929), SUNESON (1949) et YAMADA (1960) ont admis qu'il existe certaines relations entre la capacité de compétition et les caractères morpho-physiologiques appelés à jouer des rôles divers dans la physiologie de la plante.

(1) Cet article recouevr une partie de la thèse de Doctorat ès Sciences naturelles, qui sera présentée ultérieurement à l'Université de Paris.

Tout en restant sur ce plan, ASHBY (cité par DEMARLY et *al.*, 1964) dans sa théorie du capital initial reconnaît qu'une différence même minime au début peut s'accentuer et amener certains individus à dominer les autres concurrents. ASHBY insiste ainsi sur l'importance pour l'individu de sa supériorité initiale sans la rattacher nettement à son génotype.

Par contre, SAKAI et GOTOH (1955) ont trouvé, lors de l'étude de 12 variétés d'orge que la capacité de compétition n'est associée à aucune caractéristique observée ou mesurée. Ils ont même mis en évidence une corrélation négative entre la vigueur des hybrides F_1 et la capacité de compétition. A la suite de cette expérience, SAKAI (1955) a conclu que la capacité de compétition est un caractère génétique indépendant, ayant son propre conditionnement génétique simple ou complexe. Ultérieurement (1961) il a précisé son point de vue en déclarant notamment que la capacité de compétition n'est pas nécessairement associée à des caractères botaniques apparemment avantageux dans la compétition pour la lumière, l'eau et les substances nutritives.

Cette divergence nous a donc amené à rechercher une hypothèse sur l'expression des caractères d'agressivité et la capacité de compétition. Cette hypothèse devrait être capable d'expliquer tous les cas particuliers et de réunir les points de vue divergents des auteurs précédemment cités. Dans ce but, nous avons réalisé une série systématique d'expériences destinées à vérifier que les caractères d'agressivité constituent la cause principale de la capacité de compétition et à mettre en évidence certains aspects caractéristiques du phénomène de la compétition.

Tout d'abord, de l'ensemble de ces travaux nous nous efforçons en une antithèse de démontrer que, au moins dans un cas particulier, l'extériorisation des caractères d'agressivité, est nécessaire à la création du phénomène de compétition. Nous avons étudié les caractères morpho-physiologiques d'agressivité d'abord d'une manière générale, c'est-à-dire leur structure, sensibilité et leur modalité d'action puis sur un exemple concernant la précocité de montaison.

Ensuite, nous avons observé ce qui se produit dans les communautés, qui résultent du mélange des génotypes possédant des caractères divers. Si la communauté est constituée d'un seul génotype ayant théoriquement les mêmes caractères d'agressivité, la compétition qui se manifeste est intragénotypique. Par contre, si les génotypes constituant la communauté diffèrent les uns des autres par des caractères d'agressivité, la compétition qui a lieu est intergénotypique.

Si les génotypes, qui constituent la communauté diffèrent par un seul caractère, la compétition y est monocausale. L'étude de ce cas nous amène à démontrer la relativité du phénomène de compétition et à expliquer notre hypothèse. Si deux caractères sont en question, la compétition est alors dite bicausale. L'étude d'un tel cas nous permet de mettre en évidence la relativité de constitution des communautés végétales. Si trois caractères se trouvent à des niveaux différents chez les génotypes qui constituent la communauté, la compétition est tricausale. Nous espérons montrer là encore que le phénomène de compétition est déterminé par les caractères d'agressivité.

Enfin, de manière synthétique nous essayerons de discuter les points de vue divergents, en nous appuyant sur des séries de croisements.

Dans ce premier article, nous prouvons qu'une commande polygénique spécifique n'est pas une condition nécessaire à l'aptitude à entrer en compétition (à une supériorité en compétition).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Afin d'avoir une population isogénique, il était théoriquement nécessaire de ne partir que d'une graine et de multiplier ensuite végétativement le matériel. Nous avons pris au départ, dans cette expérience, le cultivar de ray-grass italien « Tiara » (*Lolium italicum* L.), qui comme tous les autres, contient un certain pourcentage, mais faible, d'éléments alternatifs. En fait, pour éviter ce risque, nous sommes partis de quatre grains, dont les clones correspondants ont été respectivement affectés à deux répétitions (nous avons vérifié *a posteriori* que ces quatre graines initiales étaient non alternatives).

Préparation des plantes

Chaque clone fut installé en caissettes et chacune des plantules a été végétativement éclatée à plusieurs reprises pour créer un nombre de plantes suffisant pour toute l'expérience. A chaque opération les plantes étaient repiquées dans des pots de 10 cm pour éviter la compétition au niveau des racines.

Vernalisation

La moitié des individus ainsi obtenus furent exposés au froid pendant environ trois mois dans des châssis, afin d'être vernalisés. Deux types de même structure génique ont donc été artificiellement crées, se distinguant par l'aptitude à effectuer ou non le cycle de reproduction, à « monter » tout d'abord.

Compétition

Le mélange de ces deux types isogéniques entraîne des problèmes de compétition liés à la montaison et au tallage. Pour chaque facteur, on recherche les niveaux du milieu, qui semblent correspondre au maximum de sensibilité de la plante. Pour la montaison, nous avons utilisé, dans notre expérience, les proportions du mélange (0, 25, 75, 100 p. 100) ces plantes aptes à « monter » et pour le tallage, une série de pots de taille décroissante (407, 212, 95, 42 grammes de terreau).

Le croquis suivant représente le plan sur le terrain de la parcelle de mélange « 75-25 » et celui de « 50-50 », de l'un et de l'autre génotype.

x o o o x o	x o x o x o
o o *x* o *o* c	x *o x o x* o
o o *x* o *o* o	x *o x o x* o
x o *o o x* o	x *o x o x* o
x o *o o x* o	x *o x o x* o
o o x o o o	x o x o x o
(*a*)	(*b*)

On peut y remarquer que chacune des plantes d'un génotype est entourée d'un nombre d'individus de l'autre, correspondant à la proportion du mélange. Il s'en suit qu'au total ces proportions sont respectées. Il est important de remarquer que dans le cas de (*a*), les plantes à mesurer ne se trouvent que sur des lignes où alternent les deux génotypes ; les lignes de bordure ainsi que les autres ne servent qu'à créer le milieu ambiant ; par suite, seulement quatre individus de l'un et l'autre des génotypes sont récoltés et observés par parcelle. Il en est de même pour « 25-75 ». Dans le cas de (*b*), toutes les plantes autres que les bordures sont mesurées individuellement. Dans les deux cas pour un contrôle plus efficace les plantes sur les diagonales de celles qui sont observées appartiennent au même type.

La mise en place fut effectuée assez tard dans la saison dans des conditions chaudes et sèches. Ceci limitait beaucoup la capacité du tallage et la croissance du ray-grass tout en accroissant la sensibilité à la rouille (*Puccinia coronata* CDA). A cette époque de l'année, la lumière était d'ailleurs très abondante et ne jouait guère le rôle de facteur limitant.

Récolte et mesure

Les données recueillies sont d'abord le nombre total de talles et le nombre de talles montées. Elles représentent bien les caractères d'agressivité étudiés, tallage d'une part et précocité de montaison d'autre part.

TABLEAU I

Poids en grammes par plante des deux types entrant en compétition

	Poids terreau/pot	407					212					95					42				
	Proportion des montants	0	25	50	75	100	0	25	50	75	100	0	25	50	75	100	0	25	50	75	100
Part *a*	Non vernalisées	125,6	117,5	103,6	9[illegible],9	/	55,0	53,8	46,1	42,4	/	27,8	27,5	2[illegible],8	16,8	/	16,8	16,1	15,0	10,9	/
	Vernalisées	/	35,6	119,4	133,8	24,4	/	50,6	55,8	59,9	52,9	/	35,1	30,5	27,6	34,0	/	32,1	3[illegible],3	34,2	31,5
Part *b*	Non vernalisées	6[illegible],1	66,5	6[illegible],8	57,8	/	26,8	29,5	28,5	29,5	/	14,3	11,6	14,5	12,0	/	8,7	9,0	9,7	9,7	/
	Vernalisées	/	69,1	72,0	67,1	65,0	/	27,4	29,5	27,8	27,2	/	17,1	16,2	14,3	15,0	/	10,8	11,3	10,1	11,3

Partie *a* : première récolte. Partie *b* : deuxième récolte.

Ensuite, chacune des plantes était coupée et pesée individuellement. Cette mesure est probablement la plus exacte pour évaluer l'effet de compétition après une période d'association.

Pour l'intérêt de la comparaison, il était souhaitable de réaliser une expérience, où les deux types auraient eu des caractères d'agressivité égaux. Une telle réalisation aurait exigé un supplément important de travail et d'équipement. Nous avons profité de la repousse après la première expérience pour réaliser cette étude. En effet, lors de cette repousse, la remontaison est pratiquement nulle. Les plantes étaient retaillées pour éliminer les apex susceptibles d'avoir été vernalisés et par ailleurs pour éviter les séquelles de la première expérience, les plantes trop grosses ont été ramenées à un diamètre moyen, les plantes trop faibles ont été remplacées par des individus pris dans les parcelles de réserve. Les mêmes données que dans le premier cas ont été recueillies (nombre des talles, des talles montées, poids vert à la coupe).

RÉSULTATS

Comme nous l'avons vu, à partir des mêmes individus initiaux, on a pu constituer un mélange hétérogène de deux sous-ensembles isogéniques, l'un ayant été vernalisé, l'autre ayant été maintenu en conditions de température élevée. Suivant les traitements, la répartition des deux types se fait en des proportions bien définies (0, 25, 50, 100 p. 100 de plantes vernalisées). L'aptitude à la montaison du type ayant subi la vernalisation entraîne de grandes différences de hauteur liées à la croissance et au développement différents. La partie *a* du tableau 1 met en évidence les conséquences de ce traitement et ses répercussions dans la compétition.

Lors de la deuxième récolte, les conditions physiques et notamment les jours courts entraînent l'absence de montaison. Lors de cette repousse, la population de départ redevient donc monotypique, ceci d'autant plus qu'on a pris la précaution de corriger le phénotype des individus qui auraient eu un tallage excessif. Les deux types, qui étaient précédemment en compétition sont alors phénotypiquement identiques (hauteur, tallage) dans toutes les parcelles. Les résultats récapitulés dans le tableau 1, partie *b*, montrent que les rendements en vert sont alors équivalents.

1. *Analyse de variance des données recueillies*

Une analyse de variance a porté sur l'ensemble des données recueillies pour les deux types et au cours des deux récoltes ; les carrés moyens et leurs niveaux de signification sont reportés dans le tableau 2.

On y trouve évidemment la mise en évidence d'un effet de compétition très net chez les individus non vernalisés au cours de la première récolte, cet effet disparaissant pour la deuxième. On y note aussi une différence significative au seuil de 1 p. 100 pour l'effet « volume des pots » et ceci au cours des deux récoltes.

2. *Précision des effets « volume et proportions » par le test* X^2

Il est évident que cette différence est liée d'une part à la variation de volume nutritif lui-même, d'autre part à la capacité compétitive de chaque type lorsque des conditions de contrainte plus intense sont réalisées. L'analyse de variance ne permet pas une mise en évidence fine de ces deux effets. C'est pourquoi nous avons poussé plus loin l'interprétation des résultats pour mettre en lumière la réaction de chacun des types à cette situation de contrainte.

En effet, en étudiant la répartition des effectifs de chaque type dans différentes classes de poids pour chaque volume de pot, on peut réaliser certaines comparaisons par le test χ^2.

TABLEAU 2

Analyses de variances des données récapitulées dans le tableau 1

Origine de variation	Degrés de liberté	1re récolte		2e récolte	
		Non vernalisées	Vernalisées	Non vernalisées	Vernalisées
Répétition	7	143,14	95,86	69,71	101,00
Volume/pot (V)	3	60 654,66 **	66 088,33 **	19 058,60 **	21 776,08 **
Erreur *a*	21	174,23	54,57	58,62	47,86
Proportion de mélange (P)	3	1 854,00 **	120,00	36,67	43,67
V × P	9	199,11 *	188,56	37,22	16,89
Erreur *b*	84	75,47	131,88	126,21	75,50

* Significatif au niveau de 5 p. 100.
** Significatif au niveau de 1 p. 100.

Bien que cette superposition des deux effets ne soit pas exprimée par la variance due aux proportions du mélange, nous avons cependant calculé χ^2 pour ce facteur.

TABLEAU 3

Test de comparaison de la réponse des deux types aux facteurs du milieu

Facteurs du milieu	1re récolte	2e récolte
Grandeur des pots	73,38 **	25,30 N.S.
Proportions de mélange	48,62 **	11,42 N.S.
Parcelles	98,36 **	16,40 N.S.

** Significatif à 1 p. 100.
N.S. non significatif.

Comme l'effet des proportions du mélange n'est masqué par aucun facteur, il est normal que les conclusions des tableaux 2 et 3 soient identiques.

Par contre, la comparaison met en évidence l'absence de signification du facteur « volume des pots » lors de la deuxième récolte dans l'analyse par le test χ^2. On peut donc en déduire que la variation du volume des pots est la cause principale de cette différence significative lors de la deuxième récolte, alors que pour la première intervenait significativement aussi la réponse de chaque type.

TABLEAU 4

Extériorisation des caractères d'agressivité au niveau des individus et au niveau de l'ensemble d'un peuplement

	Volume/pot	407					212					95					42				
	Proportions du mélange	0	50	50	75	100	0	25	50	75	100	0	25	50	75	100	0	25	50	75	100
Par individu	Nombre total de talles		62,0	57,8	56,9	68,9		48,8	50,0	53,4	59,5		28,5	26,6	40,9	39,9		39,0	43,6	32,4	40,9
	Nombre de tiges montées		17,5	14,1	12,9	10,5		20,6	31,0	22,4	28,5		20,8	22,1	31,6	28,5		22,5	25,0	16,9	24,1
Pour l'ensemble	Nombre total de talles		825	906	823	1 102		1 146	1 115	907	952		668	577	582	638		527	436	533	654
	Nombre de tiges montées		70	113	167	168		83	249	281	416		83	177	359	456		89	200	231	286

3. *Mise en évidence d'un effet dû à l'ensemble du peuplement*

Nous avons effectué l'analyse des caractères d'agressivité (dont, notons-le bien, l'expression a été artificiellement déclenchée, les structures génétiques restant identiques).

La hauteur mesurée par le nombre de tiges montées, et le tallage mesuré par le nombre de talles sont les deux caractères que nous avons retenus. Les résultats moyens sont présentés dans le tableau 4 sans être suivis de l'analyse détaillée qui fera l'objet d'un article ultérieur.

Il est intéressant de remarquer ici que les caractères d'agressivité s'expriment à la fois comme des caractéristiques de l'individu, et comme des propriétés de l'ensemble d'un peuplement. Dans le premier cas ils constituent l'expression de la résultante entre les caractères génétiques individuels et les pressions de compétition exercées par les autres plantes dans le mélange. Il mesure bien alors la résistance de l'individu à cette compétition et sa capacité d'exercer un effet d'oppression sur les autres.

Dans le deuxième aspect, l'effet dû à l'ensemble du peuplement peut s'exprimer par le fait que la pression sur chacun des individus ne provient pas seulement des plantes qui sont dans le voisinage immédiat, mais aussi de toutes celles qui font partie d'une « zone d'influence » où elles interagissent. Cette zone est d'autant plus large que l'analyse porte sur une période plus longue. Nous appellerons ce caractère global, caractère d'agressivité du peuplement.

DISCUSSION

La compétition entre les plantes est mesurée dans ce travail par leur capacité de synthèse de matière verte (croissance et développement) dans une communauté hétérogène où les éléments nutritifs ne sont pas disponibles en quantités suffisantes.

1. *Mise en évidence de caractères d'agressivité*

Si expérimentalement on détermine des niveaux de contrainte croissant régulièrement, et si deux types qui y sont soumis en mélange, réagissent différemment, on pourra conclure qu'ils n'ont pas la même capacité de compétition. Une mesure possible de cette capacité de compétition consiste à calculer les coefficients de régression partielle des poids en vert sur les diverses intensités des caractères d'agressivité : tallage représenté par taille de pots et pourcentage de montaison, représenté par proportion des mélanges. Le tableau 5 présente ces résultats et leur signification.

Malgré leur composition génétique identique, les deux types se comportent comme s'ils étaient deux familles de précocité de montaison différente. Lors de la 1re récolte, on note que le coefficient de régression partielle du poids vert sur les proportions dans le mélange est très significatif pour le type non vernalisé alors qu'il ne l'est pas chez le type vernalisé. Le test de comparaison entre ces deux coefficients révèle une différence très significative ($t = 111{,}8$). Tous les éléments concourrent donc à montrer que l'aptitude à la montaison, c'est-à-dire la possibilité pour certains organes d'un individu à

s'élever au-dessus des voisins, est nettement un caractère d'agressivité. Ceci semblerait indiquer que la compétition se situe probablement au niveau de la lumière. CLEMENT *et al* : (1929) écrivirent : « Les plantes peuvent être presque à la même hauteur, même si la différence n'est que de l'ordre d'un millimètre, ceci est décisif parce qu'une feuille peut recouvrir l'autre. »

TABLEAU 5

Coefficients de régression partielle du poids vert sur les caractères d'agressivité et leur test de signification

Récolte	Types	$b_{12\cdot3}$		$b_{13\cdot2}$	
		Valeurs	Test-*t*	Valeurs	Test-*t*
Première	non vernalisé ..	0,2681	41,7418 **	— 0,2321	— 22,6415 **
	vernalisé	0,2723	24,7630 **	— 0,0246	— 1,4110 N.S.
Seconde	non vernalisé ..	0,1499	22,6507 **	— 0,0096	— 0,9187 N.S.
	vernalisé	0,1588	27,8837 **	— 0,0068	— 0,7478NN.S.

N. B. Les indices 1, 2, 3, affectés au coefficient *b* indiquent respectivement le poids en vert, les dimensions des pots et les proportions dans le mélange.

Lors de la deuxième récolte, les deux types qui sont redevenus identiques en ce qui concerne leur capacité de montaison, ceci à la suite des modifications physiques (effet de coupe) et à cause de la date tardive de cette repousse (longueur du jour, température) ont des coefficients de régression partielle non significatifs ; ce qui confirme une fois de plus que la montaison est la cause essentielle de la différence de la capacité compétitive pendant la première coupe. Les coefficients de régression sur les dimensions des pots sont significatifs pour les deux récoltes. Il faut rappeler ici que l'analyse de χ^2 présentée au tableau 3 permettait de subdiviser ce facteur en deux effets :

— dimension des pots,

— tallage plus important.

D'ailleurs chez le *Ray-grass d'Italie* le volume des pots influe énormément sur la dimension des organes de la plante. Pour la première récolte le test X^2 montrait une différence significative provoquée conjointement par la dimension des pots et le tallage, alors qu'à la seconde récolte n'apparaissaient plus pour la totalité de la variance que les variations dues aux dimensions des pots.

Pendant la première récolte, les deux courbes de réaction de chacun des types en fonction des niveaux croissants de contrainte, présentés par les équations ci-jointes n'ont pas évidemment la même pente :

$Y = 12{,}50 + 0{,}262\,8\ X_1 - 0{,}232\,1\ X_2$ (pour le type non vernalisé)

$Y = 12{,}05 + 0{,}272\,3\ X_1 - 0{,}024\,6\ X_2$ (pour le type vernalisé)

Ceci indique que les capacités de compétition sont différentes. Lors de la repousse, ces courbes correspondent aux équations suivantes :

$$Y = 6{,}68 + 0{,}149\,9\ X_1 - 0{,}009\,6\ X_2 \text{ (pour le type non vernalisé)}$$
$$Y = 1{,}11 + 0{,}158\,8\ X_1 - 0{,}006\,8\ X_2 \text{ (pour le type vernalisé)}$$

et ne montrent pas de différence significative en ce qui concerne les pentes.

L'ensemble des critères statistiques utilisés nous amène donc à cette conclusion importante que l'extériorisation des caractères d'agressivité est bien la cause principale des effets de compétition et qu'un contrôle polygénique spécifique de ces effets n'est pas une condition nécessaire.

2. *Nécessité de conditions de contraintes dans le milieu*

Par ailleurs, une analyse plus fine des mêmes données permet de montrer que l'expression des caractères d'agressivité est une condition nécessaire mais non suffisante pour entraîner ce phénomène.

En effet, si on calcule les régressions suivantes :

— production de matière verte des types non vernalisés sur proportions dans le mélange, ceci pour chacune des quatre dimensions des pots, on obtient quatre équations de régression dont les tests d'ajustement sont donnés dans le tableau 6.

TABLEAU 6

Équations et test de signification de déviation de la régression linéaire : production de matière verte des types non vernalisés sur proportions dans le mélange pour chacune des dimensions des pots. (y_1 = pot de 407 g y_4 = pot de 42 g).

Équations		Test de signification de déviation de la régression linéaire		
		Linéaire	Quadratique	Cubique
y_1	$116{,}17 - 0{,}42\,x$	5 301,61 **	26,20 N.S.	24,81 N.S.
y_2	$114{,}22 - 0{,}37\,x$	828,17 **	12,52 N.S.	42,02 N.S.
y_3	$124{,}88 - 0{,}65\,x$	581,48 **	57,75 N.S.	7,65 N.S.
y_4	$142{,}25 - 1{,}10\,x$	445,54 **	22,78 N.S.	2,75 N.S.

Comme les dimensions des pots varient, la correction de l'échelle des données est indispensable pour une compréhension meilleure, nous avons été obligés de les ramener en pourcentage par rapport à leur propre moyenne dans chacun des niveaux de grandeur de pots.

On peut constater que toutes les équations s'ajustent à une droite. Les deux premières expressions sont très proches, elle correspondent aux deux plus grandes tailles des pots. Ceci montre donc que la densité des talles montées n'atteint pas le seuil suffisant pour créer une intensité d'ombrage capable d'affecter très nettement la croissance du type désavantagé par la hauteur.

Cependant, à mesure que l'espacement entre plantes diminue, la pente des cour-

bes de régression devient plus forte, mettant alors en évidence un effet de compétition en faveur des éléments non-vernalisés, qui sont restés en rosette. L'extériorisation des caractères d'agressivité n'est donc qu'une condition nécessaire, mais il faut de plus que l'intensité de contrainte soit suffisante pour que les effets de compétition se fassent sentir.

3. *Le phénomène de compensation*

On constate que, lorsqu'un type réussit à opprimer l'autre, il tend à compenser totalement ou partiellement par son propre développement la perte subie par le type défavorisé : dans certaines limites la somme totale produite par la parcelle reste constante. Ensuite les effets peuvent s'accentuer et la compétition peut devenir totale entraînant la mort de l'un des partenaires. Ces déformations réciproques, et cet effet de compensation masquent parfois les phénomènes lorsqu'on récolte les parcelles en mélange. Il peut arriver ainsi qu'on ne puisse mettre en évidence aucune différence significative selon la constitution du mélange. Dans les expériences destinées à déterminer l'écartement optimum, on a pu mettre en évidence cet effet de compensation. Il est nul sur des pépinières à grand écartement entre plantes et atteint 100 p. 100 dans les peuplements très serrés. On peut dans ces derniers cas éliminer toute une ligne sans voir affecté le rendement parcellaire.

4. *Actions indirectes du contrôle polygénique*

Il apparaît donc très nettement que le contrôle polygénique n'est pas une cause directe de la capacité compétitive d'un individu ; les gênes, que ce soient des gênes majeurs ou les facteurs polygéniques, y jouent cependant un rôle indirect à travers les caractères d'agressivité.

Le calcul des corrélations partielles entre le poids vert et l'extériorisation de ces caractères (tallage et montaison) donnent des coefficients présentés dans le tableau 7.

TABLEAU 7

Coefficients de corrélation partielle et multiple entre les caractères d'agressivité (2 = nombre de talles montés), *et la capacité de compétition* (exprimée par le poids vert = 1)

Coefficients	Caractères individuels		Caractères de l'ensemble du peuplement	
	valeurs	leurs tests	valeurs	leurs tests
$r_{12,3}$	0,7458	10,1216 **	0,4911	6,3038 **
$r_{13,2}$	— 0,5721	— 7,0040**	— 0,2576	— 2,98 **
$r_{12\,3}$	0,8669	108,4243 **	0,5542	33,3062 **

Il est important de noter, que dans ce tableau, les coefficients de corrélation, pour illustrer les effets des caractères individuels sur la capacité compétitive, sont calculés en prenant pour base le poids vert de chacun des individus chez le type vernalisé et ses propres caractères d'agressivité. Le coefficient de corrélation partielle poids vert /

tallage est positif et très significatif indiquant que tallage et capacité vont de pair, tandis que pour les talles montées ce coefficient est négatif montrant que dans un milieu limité, le nombre de tiges montées n'accompagne pas forcément une augmentation proportionnellle du poids en vert de la plante, parce que chaque tige individuelle devient plus effilée.

Pour l'ensemble du peuplement parcellaire, les coefficients sont calculés en prenant pour variables la somme totale des talles et des tiges montées dans la parcelle d'une part et les poids individuels des éléments non vernalisés d'autre part. Les coefficients de corrélation partielle indiquent que le tallage est un caractère d'agressivité favorable aux types non vernalisés, alors que la montaison joue en sens contraire.

Les coefficients de corrélation qui peuvent indiquer les liaisons entre l'intensité d'extériorisation des caractères d'agressivité et les niveaux de capacité compétitive, montrent que des facteurs polygéniques conditionnent le tallage et la montaison et interviennent par voie indirecte sur les phénomènes de compétition.

CONCLUSIONS

Nous pouvons donc conclure que dans le cas présent, la supériorité de capacité de compétition est due à l'aptitude à monter, dont l'expression a été provoquée artificiellement. La montaison et le tallage apparaissent comme caractères d'agressivité. Ils sont certes sous contrôle polygénique, mais la capacité de compétition ne peut être considérée comme une entité génétique, puisque suivant son état physiologique un même génotype peut avoir une capacité de compétition différente, exprimée par des caractères différents.

Nous continuons à élucider le mécanisme possible du phénomène de compétition.

Reçu pour publication en août 1968.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement Mr. MANSAT qui m'a constamment aidé dans ce travail au cours de mon séjour à la Station. Mes remerciements vont également à M. DEMARLY qui m'a prodigué son temps précieux pour me donner ses conseils dans la rédaction de ce texte.

SUMMARY

HEADING EFFECT, ARTIFICIALLY INDUCED BY VERNALISATION, ON COMPETITIVE ABILITY OF ONE GENOTYPE.

With the same clonal material at start, two types of individuals, differing in heading capacity were created by wintering process. Analyses of the relations between these two types in mixed culture gave the following results :

The principal cause was related to one character : heading capacity. The multifactorial control did not appear, therefore, to be necessary at least in this case, to the competitive ability.

However, this agressivity character, in exteriorizing itself, created in the medium, a certain pressure which, however, may become harmful to other competitors only when one or several growing factors have reached critical limits.

Finally, correlations between morpho-physjological characters and competitive ability have been established to prove that polyfactorial control for the latter is only indirect.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHRISTIAN C. S., GRAY S. G., 1941. Interplant competition in mixed wheat population and its relation to single plant selection. *Rep. J. Counc. Sci. Indust. Res. Aust.*, **14**, 59-68.

CLEMENTS et *al.*, 1929. Plant competition. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, **398**.

DEMARLY Y., GUY P., CHESNEAUX M. T., 1964. Analyses préliminaires de la compétition chez les luzernes. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 2, 131-155.

DONALD C. M., 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.*, **15**, 1-181.

SAKAI K. I., 1961. Competitive ability in plants : its inheritance and some related problems. *Symp. Soc. exper. Bibl.*, **15**, 245-263.

SAKAI K. I., 1955. Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.* **20**, 137-157.

SUNESON C. A., 1949. Survival of four Barley varieties in a mixture. *J. amer. Soc. Agron.* **34**, 1052-1056.

YAMADA T., HORIUCHI., 1960. On the bias of quantitative characters and the change of their distribution in a population due to interplant competition. *Proc. internation. Grassland Congr.*, **8**, 297-301.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (4), 405-421.

EFFETS COMPARÉS DU C.C.C. ET DU B. 995 SUR LA CROISSANCE DES POUSSES ET L'INDUCTION FLORALE D'ARBRES ADULTES DE PRUNIER DOMESTIQUE (VAR. *UTILITY*)

J. COURANJOU

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Le C. C. C. et le B. 995 produisent des effets physiologiques et morphologiques différents sur la croissance des pousses. L'action sur l'induction des bourgeons floraux axiaux provient à la fois des modifications végétatives et d'une action directe et indépendante des produits. La modification du nombre des bourgeons floraux latéraux ne provient que des modifications végétatives.

INTRODUCTION

Sur diverses espèces fruitières (Pommier, Poirier, Cerisier, Pêcher, Citronnier ...), des études de l'action des retardateurs de croissance (BATJER et *al.*, EDGERTON, LUCKWILL, MARCELLE, MODLIBOWSKA, MONSELISE, etc.) ont mis en évidence, parallèlement à la réduction de croissance des pousses, une action favorable à l'induction florale entraînant une mise à fleurs accrue l'année suivante.

Nous avons recherché si le Prunier domestique présentait des réactions semblables. Nous voulions essentiellement connaître l'action de tels produits au niveau de la pousse ; en effet, sur cette espèce, le nombre de bourgeons floraux axiaux (1) varie en raison inverse de la dimension de la pousse ; pour ce type de bourgeons, il convenait de préciser si un éventuel accroissement d'induction était lié à la réduction de vigueur, ou bien si les retardateurs de croissance avaient une action directe supplémentaire sur l'induction florale. Le nombre des bourgeons floraux latéraux (2),

(1) Les bourgeons sont dits « axiaux » quand ils sont en position axiale à l'aisselle de la feuille : ce sont chez le Prunier domestique des bourgeons végétatifs ou des bourgeons floraux.

(2) Les bourgeons latéraux sont situés de part et d'autre des précédents ; ce sont toujours des bourgeons floraux chez le Prunier domestique.

quant à lui, augmente avec la dimension de la pousse ; il était intéressant de savoir si l'induction de ces bourgeons subissait des modifications sous l'effet des retardateurs de croissance.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été effectuée sur *Utility ;* cette variété étant peu alternante, on évite le risque de variations importantes du taux d'induction florale d'un individu à l'autre. Les arbres cultivés à proximité de Bordeaux étaient âgés de neuf ans au moment du traitement. Trois blocs de Fisher furent constitués ; chacun comprenait trois parcelles représentées chacune par un arbre (témoin, C. C. C., B. 995). Le porte-greffe des blocs I et II était le *GF 8-1* (hybride cloné de *P. Marianna* × *P. cerasifera*) ; celui du bloc III était le clone *P. 1079* de *P. cerasifera*. Chacun des blocs comprenait des arbres de même vigueur (mesurée par la circonférence du tronc) et dont la production avait été sensiblement équivalente au cours des deux années précédentes.

Sur chacun de ces arbres, vingt pousses en croissance furent repérées et mesurées immédiatement avant le traitement : dix pousses terminales et dix pousses latérales ; le choix fut effectué de façon homogène entre les différents arbres. Ce sont ces pousses qui ont servi à l'étude.

Le 3 mai (soit à peu près deux mois après la pleine floraison) un arbre de chacun des trois blocs fut traité au chlorure de 2-chloroéthyl-triméthylammonium (C. C. C.) un autre à l'acide N-diméthylamino succinamique (B. 995), le troisième constituant le témoin. Les deux produits furent utilisés à la dose de 2 000 p.p.m. à raison de dix litres par arbre. Il n'y a pas eu d'autre application au cours de la croissance.

RÉSULTATS

Pour déterminer le mode d'action des deux retardateurs de croissance sur l'induction florale, il faut au préalable connaître avec une précision suffisante les modifications de croissance qu'ils entraînent. On pourra alors distinguer dans cette action la part qui revient à la liaison vigueur-induction et celle qui est due à une éventuelle action directe.

A. — *Croissance des pousses*

1. *Effet global.*

L'analyse de la croissance montre l'effet très marqué des deux produits, principalement du B. 995 (fig. 1). La longueur moyenne des pousses terminales est réduite significativement par le C. C. C. ; le B. 995 a entraîné une réduction encore plus forte, significative par rapport à celle due au C. C. C.. Sur pousses latérales, seule l'action du B. 995 est significative.

Les modalités d'action restent à préciser : durée de la période de croissance, vitesse de croissance, ainsi que les effets qui en résultent, en particulier la dimension des mérithalles.

2. *Durée de la période de croissance.*

Le tableau 1 donne le pourcentage de pousses ayant terminé leur croissance aux différentes dates d'observation. On voit que les produits, et tout particulièrement le B. 995, ont raccourci cette période ; les résultats ne sont significatifs que sur pousses terminales (nombre de pousses arrêtées au 3 juin).

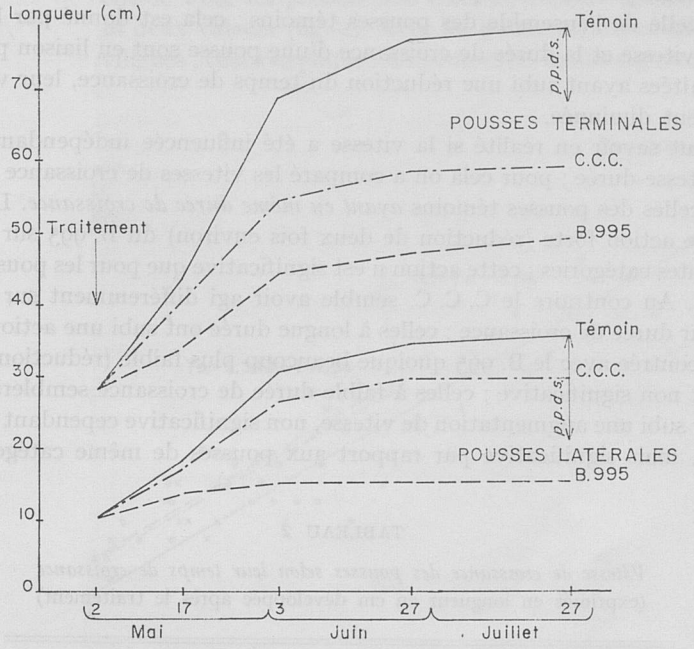


FIG. 1. — *Croissance des pousses à partir de la date du traitement*

TABLEAU I

Durée de la période de croissance

(exprimée en pourcentage du nombre de pousses arrêtées aux différentes dates)

Dates	Pousses latérales			Pousses terminales		
	Témoin	C. C. C.	B. 995	Témoin	C. C. C.	B. 995
17 mai.....	3,3	23,3	34,8	0	3,3	6,6
3 juin	62,9	73,3	92,9	13,3	48,1	60,0
27 juin	89,4	90,0	100	70,0	93,3	86,6
25 juillet	100	100	100	90,0	100	93,3
8 août	100	100	100	100	100	100

3. *Vitesse de croissance.*

Il ne s'agit pas ici de comparer la vitesse de croissance de l'ensemble des pousses traitées à celle de l'ensemble des pousses témoins ; cela est donné par la figure 1 ; en effet la vitesse et la durée de croissance d'une pousse sont en liaison positive ; les pousses traitées ayant subi une réduction du temps de croissance, leur vitesse a été parallèlement diminuée.

On veut savoir en réalité si la vitesse a été influencée indépendamment de la relation vitesse-durée ; pour cela on a comparé les vitesses de croissance des pousses traitées à celles des pousses témoins *ayant eu même durée de croissance*. Le tableau 2 montre une action forte (réduction de deux fois environ) du B. 995 sur les pousses des différentes catégories ; cette action n'est significative que pour les pousses arrêtées au 27 juin. Au contraire le C. C. C. semble avoir agi différemment sur les pousses suivant leur durée de croissance ; celles à longue durée ont subi une action semblable à celle rencontrée avec le B. 995 quoique beaucoup plus faible (réduction d'un quart environ) et non significative ; celles à faible durée de croissance sembleraient à l'inverse avoir subi une augmentation de vitesse, non significative cependant par rapport au témoin, mais significative par rapport aux pousses de même catégorie traitées au B. 995.

TABLEAU 2

Vitesse de croissance des pousses selon leur temps de croissance
(exprimée en longueur en cm développée après le traitement)

Date d'arrêt de croissance	Témoin	C. C. C.	B. 995	P. p. d. s.
3 juin	13,42	18,23	7,15	9,16
27 juin	43,77	31,54	22,70	18,30
25 juillet.....	81,82	62,42		

4. *Longueur des mérithalles.*

Il ne s'agit pas ici de comparer directement la longueur moyenne des mérithalles de l'ensemble des pousses traitées à celle de l'ensemble des pousses témoins ; en effet il existe naturellement une bonne corrélation positive entre la longueur moyenne des mérithalles d'une pousse et la dimension de celle-ci ; l'analyse immédiate n'apporterait donc pas de précision sur l'action directe au niveau du mérithalle puisqu'elle ne permettrait pas de distinguer dans cette réduction la part qui correspond à la corrélation indiquée et celle provenant d'une réelle action des produits sur la longueur du mérithalle, indépendamment des autres effets sur la croissance.

La réaction propre du mérithalle indépendamment de celle concernant les autres critères de vigueur nous paraît importante à connaître ; en effet il existe une corrélation inverse entre la dimension du mérithalle et le taux d'induction florale (bourgeons axiaux) des nœuds adjacents, ceci à un niveau donné de la pousse ; de l'existence d'une réelle action des retardateurs sur cette dimension dépendra le choix des critères de vigueur pour l'analyse de l'action propre sur l'induction florale.

Analyse portant sur l'ensemble de la pousse. — Une première méthode consiste à comparer par rapport au témoin le nombre de mérithalles de la pousse en fonction de la longueur de celle-ci. Pour les pousses non traitées, il existe une bonne corrélation linéaire entre les deux valeurs (fig. 2). Avec les pousses traitées, les régressions sont légèrement curvilignes ; cela s'explique : les pousses les moins vigoureuses étaient

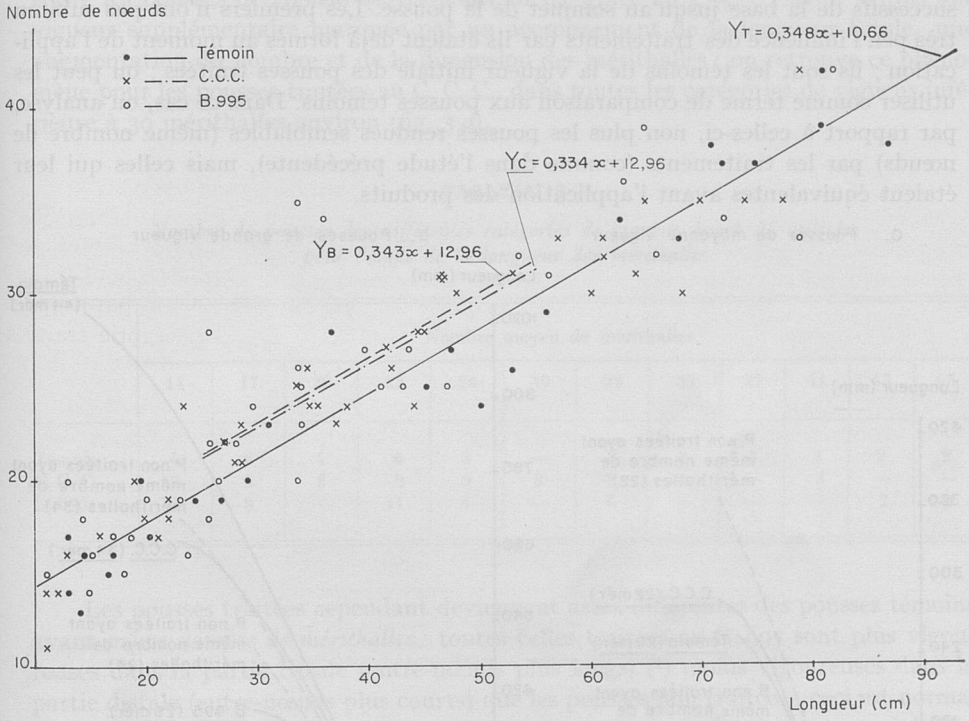


FIG. 2. — *Nombre de nœuds portés par la pousse suivant sa longueur*

sur le point d'achever leur croissance au moment du traitement ; les pousses les plus vigoureuses ont subi l'influence des retardateurs durant un temps relativement réduit au cours de leur longue période de croissance ; chez ces deux catégories extrêmes de pousses les régressions sont voisines de celles des pousses traitées ou tout au moins non significatives ; au contraire, les pousses de vigueur intermédiaire (25 à 55 cm) ont effectué une grande partie de leur croissance sous l'effet du traitement ; celles-là sont assez différentes des pousses témoins. L'analyse de covariance des pousses de 25 à 55 cm indique une réduction significative des longueurs de mérithalles (probabilité de 0,01 pour le C. C. C., de 0,034 pour le B. 995). A titre indicatif, l'application des équations de régression donne les dimensions moyennes suivantes :

Pousses de 25 cm	témoin	1,29 cm,
	C. C. C.	1,17 cm,
	B. 995	1,16 cm.
Pousses de 55 cm	témoin	1,84 cm,
	C. C. C.	1,75 cm,
	B. 995	1,72 cm.

Les réducteurs de croissance ont donc agi sur la longueur des mérithalles indépendamment de leur action générale sur la vigueur.

Analyse détaillée de la pousse. — Après avoir considéré la pousse dans son ensemble, il nous a paru intéressant d'observer de plus près ce qui s'était passé à ses différents niveaux ; en particulier au lieu d'utiliser le mérithalle moyen, il est préférable pour l'étude ultérieure de l'induction florale, de savoir les dimensions des mérithalles successifs de la base jusqu'au sommet de la pousse. Les premiers n'ont pas subi ou très peu l'influence des traitements car ils étaient déjà formés au moment de l'application ; ils sont les témoins de la vigueur initiale des pousses traitées ; on peut les utiliser comme terme de comparaison aux pousses témoins. Dans ce cas, on analyse, par rapport à celles-ci, non plus les pousses rendues semblables (même nombre de nœuds) par les traitements (comme dans l'étude précédente), mais celles qui leur étaient équivalentes avant l'application des produits.

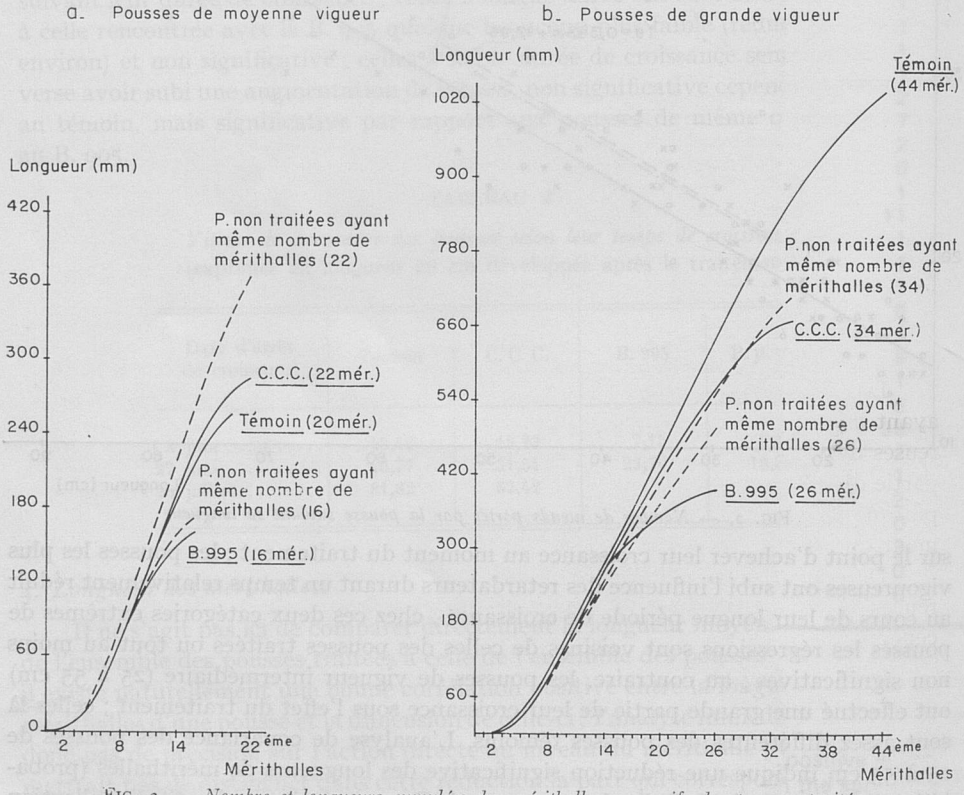


FIG. 3. — *Nombre et longueurs cumulées des mérithalles successifs des pousses traitées et des pousses témoins ayant même vigueur avant traitement*

Par souci de simplification, deux diagrammes seulement figurent ici, chacun représentant les deux grandes catégories de pousses. Les différents diagrammes de chacune de ces deux catégories (non représentés ici) sont de même type que ceux ici retenus. A titre comparatif, les pousses témoins ayant même nombre de mérithalles que les pousses traitées sont représentées.

En fait, ici on a comparé graphiquement les effets des traitemenrs suivant la vigueur initiale. Il apparaît que le B. 995 a entraîné un abaissement du nombre et de la longueur des mérithalles ; cet effet est sensiblement de même importance sur

les différentes catégories de vigueur. Le C. C. C., à l'inverse, semble avoir agi assez différemment suivant la vigueur initiale de la pousse ; on retrouve là un phénomène comparable à celui noté à propos de la vitesse de croissance. Les pousses de *grande vigueur*, celles qui au total portent plus de 30 mérithalles environ (après traitement), ont subi un effet analogue à celui produit par le B. 995 (fig. 3 *b*). Toutefois cet effet est moins marqué que celui obtenu avec le B. 995 (environ deux fois moins). Au contraire les pousses de *vigueur moyenne* semblent, grâce au C. C. C., avoir acquis une vigueur supplémentaire marquée par un accroissement de la longueur totale, une augmentation du nombre et de la dimension des mérithalles ; on retrouve ce phénomène pour les pousses traitées au C. C. C., dans toutes les catégories de vigueur inférieure à 30 mérithalles environ (fig. 3 *a*).

TABLEAU 3

Nombre de pousses des différentes catégories de vigueur ayant été utilisées pour l'étude de la longueur des mérithalles

	Nombre moyen de mérithalles											
	14	17	20	22	26	30	32	35	37	41	43	45
Témoin ...	4	6	4	6	3	—	3	8	5	3	9	2
C. C. C. ...	3	5	8	9	9	8	6	—	—	3	—	—
B. 995	3	8	—	11	4	—	6	—	—	—	2	2

Les pousses traitées cependant deviennent assez différentes des pousses témoins ayant *même nombre de mérithalles :* toutes celles traitées au B. 995 sont plus vigoureuses dans la partie basale (entre-nœuds plus longs) (1) moins vigoureuses dans la partie distale (entre-nœuds plus courts) que les pousses non traitées ; ceci est normal puisque la pousse avait une vigueur proportionnellement plus importante initialement que par la suite, après l'application des produits.

De même les pousses de grande vigueur traitées au C. C. C. montrent des différences analogues à celles observées après traitement au B. 995, moins marquées cependant (fig. 3 *b*).

Mais les pousses de vigueur moyenne traitées au C. C. C. ont sur *toute leur longueur* des entre-nœuds plus courts que ceux de pousses non traitées ayant naturellement même nombre de mérithalles ; il n'y a pas, comme dans les cas précédents, de recoupement entre courbes représentatives des dimensions des mérithalles (fig. 3 *b*) ; c'est dire que pour ces pousses l'accroissement de vigueur dû au C. C. C. aurait joué sur le nombre de mérithalles plus que sur leur longueur propre.

La figure 4 complète la précédente ; l'action des produits y est comparée, selon la vigueur initiale, pour les différents types de pousses étudiés et non plus pour seulement deux types représentatifs. En fait les critères utilisés ici sont un peu diffé-

(1) L'analyse précédente portant sur l'ensemble de la pousse, englobe cette partie où les entre-nœuds sont plus longs que chez le témoin ayant même nombre de mérithalles. Elle minimiserait donc l'action du C. C. C. et surtout du B. 995 sur la longueur des mérithalles.

rents ; si la vigueur définitive est donnée par le nombre de mérithalles sur la totalité de la pousse, pour la vigueur initiale on a choisi un critère facile à représenter sur un graphique : la longueur du mérithalle le plus grand ; celui-ci était pratiquement développé au moment du traitement. Là encore on voit l'effet dépressif du B. 995 sur les pousses des diverses catégories et les effets inversés du C. C. C. sur les pousses de vigueur moyenne par rapport à celles de vigueur forte ; si cet effet particulier du C. C. C. n'est pas significatif, il était tout de même important à signaler pour rendre plus compréhensibles les résultats obtenus sur l'induction florale.

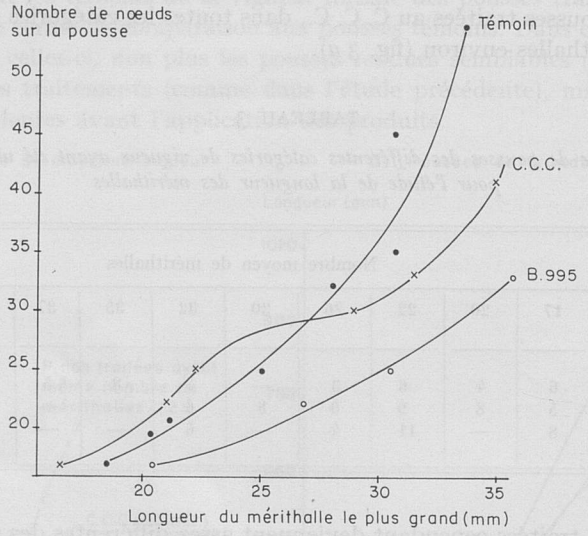


FIG. 4. — *Vigueur de l'ensemble de la pousse* (en nombre de nœuds) *suivant la vigueur avant traitement mesurée par la longueur du mérithalle le plus grand*

En conclusion, le C. C. C. et le B. 995 ont modifié la vigueur des pousses avec des intensités et peut-être selon des modalités différentes. Globalement la réduction de longueur a été à peu près deux fois plus importante à dose égale avec le B. 995 qu'avec le C. C. C. Physiologiquement cette modification a été obtenue à la fois par la réduction de la période et de la vitesse de croissance. La *durée de croissance* a été plus fortement raccourcie par le B. 995 que par le C. C. C. L'action sur la *vitesse de croissance,* indépendamment de la liaison qui existe avec la donnée précédente, semble avoir différé avec les deux produits en intensité et peut-être en modalité : réduction forte et générale avec le B. 995 ; réduction faible pour les pousses vigoureuses, augmentation apparente pour celles de vigueur moyenne, avec le C. C. C. Du point de vue biométrique également, si la longueur totale a été fortement réduite par le B. 995 pour l'ensemble des pousses, il semblerait que le C. C. C. n'ait pas agi avec la même intensité selon la vigueur initiale : les pousses très vigoureuses ont subi une réduction de longueur (inférieure à celle subie avec B. 995) tandis que celles de vigueur moindre, à l'inverse, sembleraient avoir acquis un surcroît de longueur. La réduction de longueur, quand elle existe (avec l'un ou l'autre produit) a été obtenue à la fois par diminution du nombre et de la longueur des mérithalles, mais proportionnellement la réduction de longueur a été plus importante que celle du nombre et

elle est plus marquée avec le B. 995 ; de sorte qu'on peut parler d'un véritable *tassement des mérithalles* par rapport à des pousses non traitées qui en portent le même nombre. La tendance des pousses de vigueur moyenne à acquérir une longueur plus importante sous l'effet du C. C. C. est due à l'accroissement du nombre des mérithalles plus qu'à l'augmentation de leur longueur de sorte que là encore on peut parler d'un tassement des entre-nœuds.

La connaissance des mesures des mérithalles va nous permettre de dissocier dans l'action des retardateurs sur l'induction florale, la part qui correspond aux modifications de croissance de celle qui revient à une action directe des produits.

B. — *Formation des bourgeons*

Nous n'étudierons ici que les bourgeons normalement développés : les bourgeons végétatifs toujours en position axiale, les bourgeons floraux en position axiale et ceux en position latérale (de part et d'autre d'un bourgeon axial végétatif ou floral). Seront pris en considération, non seulement les bourgeons floraux ayant effectivement fleuri mais aussi ceux arrivés à proximité de ce stade.

1. *Effet global.*

Globalement les effets ont été nettement différents suivant le type de bourgeon (tabl. 4). Le nombre des bourgeons végétatifs a été significativement réduit, plus fortement par le B. 995 que par le C. C. C. ; celui des bourgeons floraux axiaux a été fortement et significativement augmenté par le C. C. C., plus faiblement par le B. 995 ; par contre, celui des bourgeons floraux latéraux a été diminué faiblement avec le C. C. C. mais très fortement et significativement avec le B. 995.

TABLEAU 4

Nombre moyen de bourgeons par pousse

Types de bourgeons	Témoin	C. C. C.	B. 995	P. p. d. s.
Végétatifs	21,04	13,35	9,61	2,44
Floraux axiaux ayant fleuri (1)	6,92	9,97	7,99	2,35
Floraux axiaux total (2)	7,47	11,55	10,27	4,15
Floraux latéraux ayant fleuri (3)	8,24	8,19	4,03	2,42
Floraux latéraux total (4)	13,33	11,31	6,44	2,30
Floraux Sayant fleuri (1) + (3)	15,17	18,16	12,04	3,60
Stotal (2) + (4)	20,81	22,86	16,71	6,20

Ces résultats peuvent toutefois s'expliquer par les modifications de croissance, compte tenu de l'emplacement naturel des différents types de bourgeons et leurs nombres respectifs suivant la vigueur de la pousse qui les porte. Chez le Prunier domestique, les bourgeons floraux axiaux sont localisés dans la partie basale de la pousse, les bourgeons végétatifs n'apparaissant que plus haut (1) ; la réduction des

(1) Il en est de même chez le Prunier japonais et le Cerisier mais c'est l'inverse chez le Pêcher et l'Amandier.

pousses a essentiellement joué sur la partie distale, puisqu'une certaine longueur avait déjà été acquise au moment du traitement ; la diminution du nombre de bourgeons végétatifs paraît donc très normale et l'action plus marquée du B. 995 correspondrait bien à ses effets plus importants sur la croissance que ceux du C. C. C.. Par ailleurs, le nombre de bourgeons floraux axiaux tend normalement à augmenter quand les pousses sont moins vigoureuses, c'est-à-dire à la fois plus courtes et à mérithalles peu nombreux et eux-mêmes plus courts ; on peut alors expliquer l'accroissement du nombre de bourgeons axiaux par la réduction de croissance. Les bourgeons floraux latéraux enfin se répartissent tout le long de la pousse et on comprend qu'une réduction du nombre de nœuds entraîne celle du nombre de ces bourgeons.

Les modifications enregistrées sur bourgeons pourraient donc résulter de celles apportées sur la croissance. Pour savoir s'il en est seulement ainsi, nous allons analyser ces effets en tenant compte de ceux enregistrés précédemment quant aux phénomènes végétatifs.

2. *Effet selon le critère « nombre de nœuds » de la pousse.*

On peut comparer le nombre respectif des différents types de bourgeons entre pousses traitées et pousses témoins ayant même nombre de nœuds. En ce cas, on fait abstraction de l'effet de tassement des entre-nœuds pour ne retenir de l'effet dépressif des retardateurs que celui de diminution du nombre des nœuds ; on néglige de même le fait souligné plus haut, selon lequel les mérithalles de la partie basale et ceux de la partie distale des pousses traitées réduites sont respectivement plus longs et plus courts que ceux des pousses non traitées ayant même nombre de nœuds.

L'action des deux retardateurs sur le nombre de *bourgeons végétatifs* formés est sensible (fig. 5). L'effet s'est fait sentir essentiellement sur des pousses de 18 à 30 nœuds ; la raison pourrait en être la même que celle signalée et expliquée plus haut à propos de l'action sur la longueur des mérithalles. Le nombre de ces bourgeons est réduit plus fortement par le C. C. C. que par le B. 995. Ainsi pour des pousses de 20 à 25 nœuds on a :

Témoin	: 12,0	(nombre moyen de nœuds : 23,5)	
C. C. C.	: 5,6	(nombre moyen de nœuds : 23,2)	P = 0,022
B. 995	: 11,2	(nombre moyen de nœuds : 23,8)	NS

Pour des pousses de plus en plus grandes, les différences s'atténuent mais elles restent significatives pour le C. C. C. comme le montre l'analyse de la portion des droites de régression entre 27 et 45 nœuds (probabilité = 0.015).

Le nombre de *bourgeons floraux axiaux* a été parallèlement augmenté. Cependant cette action n'est pas significative si on ne considère que les bourgeons ayant fleuri (probabilité variant de 0,06 à 0,07). Si l'on considère l'ensemble des bourgeons floraux axiaux, les effets sont alors plus marqués. Pour des pousses de 15 à 20 nœuds, ce nombre a été :

Témoin	: 12,3	
C. C. C.	: 14,4	P = 0,019
B. 995	: 13,8	NS

pour des pousses de 20 à 25 nœuds :

Témoin : 10,0
C. C. C. : 16,2 P = 0,023
B. 995 : 10,8 NS

Pour les pousses de plus grande taille, les différences observées ne sont plus significatives.

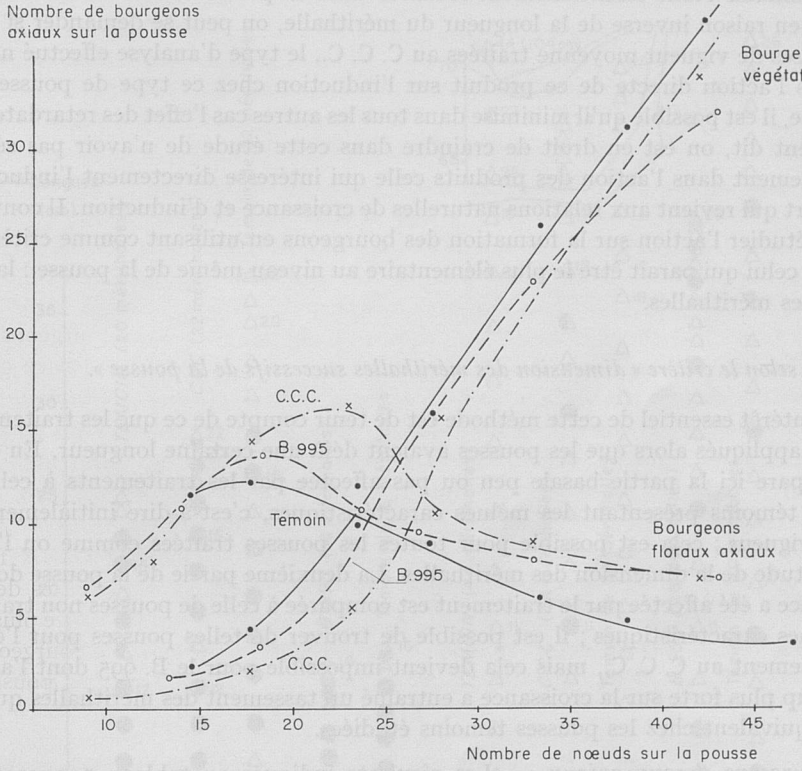


FIG. 5. — *Nombre de bourgeons axiaux végétatifs et floraux suivant la vigueur de la pousse* (en nombre de nœuds)

Ainsi on peut considérer que ces produits, et semble-t-il tout particulièrement le C. C. C., ont provoqué le remplacement d'un certain nombre de bourgeons végétatifs par des bourgeons floraux axiaux.

Le nombre de bourgeons floraux latéraux est assez fluctuant ; le C. C.C. n'a pas provoqué de modification significative ; mais le B. 995, cette fois, et seulement sur les pousses de 19 à 25 nœuds, a exercé une action importante (7,0 bourgeons en moyenne contre 1,5 chez le témoin) et significative (P très supérieur à 0,001) ; sur les pousses plus longues cette action ne peut plus se distinguer.

L'action du C. C. C. sur les bourgons axiaux apparemment beaucoup plus forte que celle du B. 995 peut avoir une explication. En effet elle est particulièrement marquée sur les pousses de vigueur moyenne ; or, ce sont précisément sur celles-là, on

l'a vu, que le C. C. C. a apporté des modifications biométriques différentes de celles rencontrées sur toutes les autres catégories de pousses traitées au C. C. C. et au B. 995. Pour elles, cela se traduit lorsqu'on les compare à des pousses non traitées ayant même nombre de mérithalles par un tassement des entre-nœuds, *sur toute leur longueur*; on a vu précédemment que dans tous les autres cas les pousses traitées présentaient au contraire par rapport aux pousses non traitées des mérithalles plus longs dans la partie basale et des mérithalles plus courts dans la partie supérieure. Or, les bourgeons floraux axiaux étant essentiellement localisés dans la partie basale et leur nombre variant en raison inverse de la longueur du mérithalle, on peut se demander si pour les pousses de vigueur moyenne traitées au C. C. C., le type d'analyse effectué n'exagère pas l'action directe de ce produit sur l'induction chez ce type de pousse ; au contraire, il est possible qu'il minimise dans tous les autres cas l'effet des retardateurs ; autrement dit, on est en droit de craindre dans cette étude de n'avoir pas séparé complètement dans l'action des produits celle qui intéresse directement l'induction, de la part qui revient aux relations naturelles de croissance et d'induction. Il convient alors d'étudier l'action sur la formation des bourgeons en utilisant comme critère de vigueur celui qui paraît être le plus élémentaire au niveau même de la pousse : la longueur des mérithalles.

3. *Effet selon le critère « dimension des mérithalles successifs de la pousse ».*

L'intérêt essentiel de cette méthode est de tenir compte de ce que les traitements ont été appliqués alors que les pousses avaient déjà une certaine longueur. En effet, on compare ici la partie basale peu ou pas affectée par les traitements à celle de pousses témoins présentant les mêmes caractéristiques, c'est-à-dire initialement de même vigueur ; cela est possible pour toutes les pousses traitées comme on l'a vu dans l'étude de la dimension des mérithalles. La deuxième partie de la pousse dont la croissance a été affectée par le traitement est comparée à celle de pousses non traitées, de mêmes caractéristiques ; il est possible de trouver de telles pousses pour l'étude du traitement au C. C. C., mais cela devient impossible pour le B. 995 dont l'action beaucoup plus forte sur la croissance a entraîné un tassement des mérithalles qui n'a pas d'équivalent chez les pousses témoins étudiées.

Bourgeons floraux axiaux. — Les résultats indiqués au tableau 5 concernant l'ensemble des bourgeons arrivés ou non à floraison, montrent une action du B. 995 et du C. C. C. particulièrement sur pousses vigoureuses ; mais l'analyse comparative ne peut être faite sur l'ensemble de la pousse puisque les témoins sont en réalité, comme on l'a vu, constitués de deux portions appartenant à des pousses différentes. Sur la partie distale développée après traitement il n'apparaît pas de différence significative par rapport aux pousses non traitées (1) ; par contre, sur la partie initiale, le nombre de bourgeons floraux axiaux a été accru, et ce d'autant plus que les pousses sont plus vigoureuses ; cela s'explique : sur les pousses de petite taille, presque tous les bourgeons axiaux sont normalement des bourgeons floraux (11,3 pour 14 nœuds dans le cas présent) ; sur elles, l'action ne peut pas être très forte ; au contraire, sur les pousses de grande vigueur, où ce type de bourgeon est normalement très réduit

(1) Ceci pour les pousses traitées au C. C. C. puisque celles traitées au B. 995 ne peuvent être étudiées dans cette partie.

(2,0 pour 41 nœuds chez le témoin), une telle action peut se manifester plus aisément en tout cas de façon plus visible. L'action devient significative à partir des pousses qui sans traitement auraient acquis entre 20 et 27 mérithalles dans le cas du B. 995 ; 23 à 43 dans celui du C. C. C.

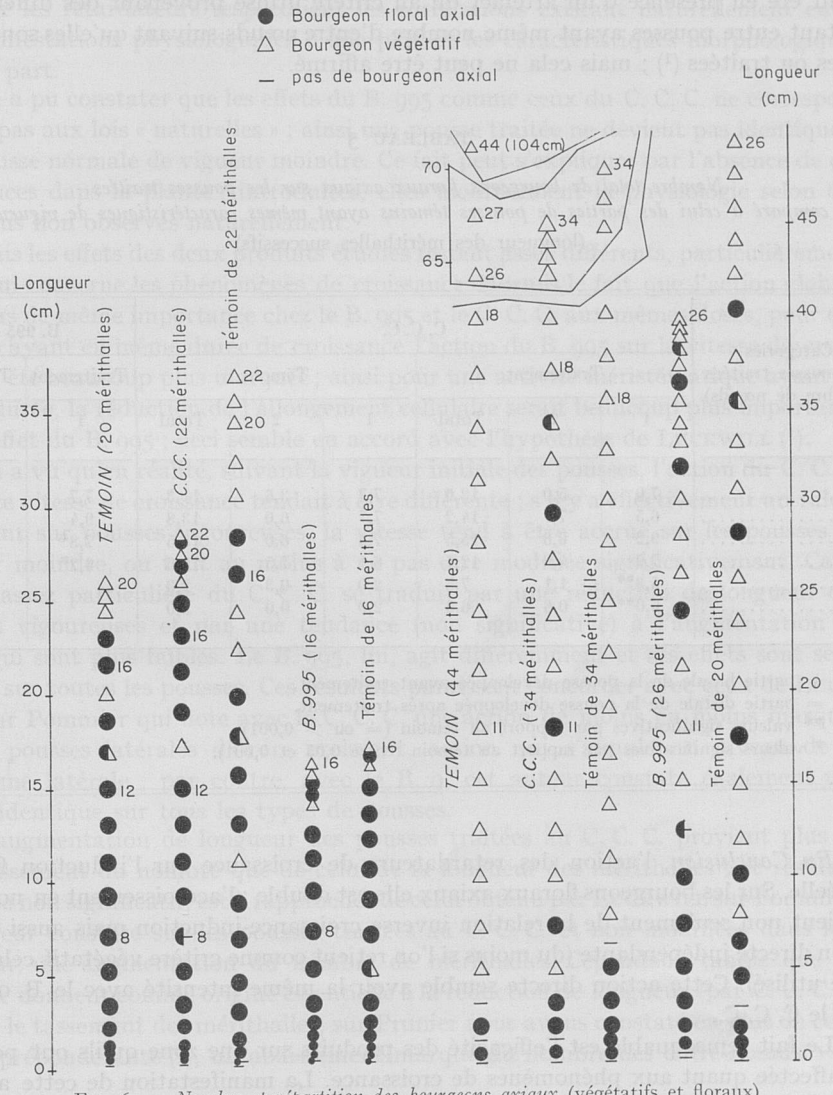


FIG. 6. — *Nombre et répartition des bourgeons axiaux* (végétatifs et floraux) *de pousses traitées et de pousses témoins ayant même vigueur avant traitement*

Deux types de pousses sont représentés (à gauche une des catégories de pousses de moyenne vigueur, à droite une de celles de grande vigueur). A titre comparatif, les pousses témoins ayant même nombre de mérithalles que les pousses traitées sont représentées.

Une analyse comparative semblable a été effectuée entre pousses traitées au C. C. C. et celles traitées au B. 995 ; elle ne montre pas de différence significative entre les modifications obtenues par l'un et l'autre produit.

Bourgeons floraux latéraux. — Une analyse identique ne montre aucune action significative des réducteurs de croissance sur l'induction des bourgeons floraux latéraux. L'action du B. 995 constatée sur ces bourgeons dans l'analyse précédente n'est donc pas confirmée, au moins sur la partie basale de la pousse. Il semble qu'en réalité on ait été en présence d'un artefact dû au critère utilisé provenant des différences existant entre pousses ayant même nombre d'entre nœuds suivant qu'elles sont normales ou traitées (1) ; mais cela ne peut être affirmé.

TABLEAU 5

Nombre total de bourgeons floraux axiaux sur les pousses traitées comparé à celui des parties de pousses témoins ayant mêmes caractéristiques de vigueur
(longueur des mérithalles successifs)

Catégories de pousses traitées (en nbre de nœuds)	C. C. C.						B. 995	
	Traitement			Témoin			Traitement	Témoin
	1	2	Total	1	2	Total	1	1
14	7,0	5,0	12,0	7,7	3,6	11,3	7,7	7,7
17	6,5	7,7	14,2	7,7	6,0	13,8	9,4	8,6
22	9,2	6,3	15,5	7,5	6,0	13,5	7,8*	6,2
25	7,2	4,9	12,1	6,1	7,5	13,6	6,2*	4,6
33	6,3**	1,1	7,5	2,0	0,3	2,3		
41	6,0**	0,6	6,6	2,0	0,0	2,0		

1 = partie basale de la pousse développée avant traitement.
2 = partie distale de la pousse développée après traitement.
** valeurs significatives par rapport au témoin (= ou > 0,001),
* valeurs significatives par rapport au témoin (entre 0,05 et 0,001).

En Conclusion, l'action des retardateurs de croissance sur l'induction florale est réelle. Sur les bourgeons floraux axiaux elle est double ; l'accroissement en nombre provient non seulement de la relation inverse croissance-induction mais aussi d'une action directe indépendante (du moins si l'on retient comme critère végétatif celui qui a été utilisé). Cette action directe semble avoir la même intensité avec le B. 995 et avec le C. C. C..

Le fait remarquable est l'efficacité des produits sur une zone qu'ils ont peu ou pas affectée quant aux phénomènes de croissance. La manifestation de cette action est tout simplement le remplacement de bourgeons végétatifs par des bourgeons floraux. En ce qui concerne les bourgeons floraux latéraux, il n'a pas été possible de mettre clairement en évidence une action directe des produits ; cette action est peut-être inexistante ; cependant les retardateurs agissent indirectement : en diminuant le nombre de nœuds des pousses, ils réduisent celui des bourgeons floraux latéraux.

(1) Cela est justement plus marqué pour celles traitées au B. 995 dont l'action sur la croissance est forte.

CONCLUSION ET DISCUSSION

Au cours de cette étude, nous avons cherché à savoir si les modifications apportées par les retardateurs respectaient les corrélations existant naturellement entre les manifestations physiologiques d'une part et les caractéristiques morphologiques d'autre part.

On a pu constater que les effets du B. 995 comme ceux du C. C. C. ne correspondaient pas aux lois « naturelles » : ainsi une pousse traitée ne devient pas identique à une pousse normale de vigueur moindre. Ce fait peut s'expliquer par l'absence de ces substances dans la plante ; introduites, elles modifieraient la physiologie selon des processus non observés naturellement.

Mais les effets des deux produits étudiés restent assez différents, particulièrement en ce qui concerne les phénomènes de croissance Hormis le fait que l'action globale n'est pas de même importance chez le B. 995 et le C. C. C. aux mêmes doses, pour des pousses ayant eu même durée de croissance l'action du B. 995 sur la vitesse de croissance a été beaucoup plus marquée ; ainsi pour une activité méristématique ayant eu même durée, la réduction de l'allongement cellulaire serait beaucoup plus importante sous l'effet du B. 995 ; ceci semble en accord avec l'hypothèse de LUCKWILL (1).

On a vu qu'en réalité, suivant la vigueur initiale des pousses, l'action du C. C. C. sur cette vitesse de croissance tendait à être différente ; s'il y a effectivement un ralentissement sur pousses vigoureuses, la vitesse tend à être accrue sur les pousses de vigueur moindre, ou tout au moins à ne pas être modifiée significativement. Cette action assez particulière du C. C. C. se traduit par une réduction de longueur des pousses vigoureuses et par une tendance (non significative) à l'augmentation de celles qui sont plus faibles. Le B. 995, lui, agit différemment et ses effets sont semblables sur toutes les pousses. Ces résultats paraissent concorder avec ceux de LUCKWILL sur Pommier qui note avec le C. C. C. une action de moins en moins marquée sur les pousses latérales d'ordre croissant, action qui s'annule au niveau de la cinquième latérale ; par contre, avec le B. 9, cet auteur constate également une action identique sur tous les types de pousses.

L'augmentation de longueur des pousses traitées au C. C. C. provient plus de l'accroissement du nombre que de celui de la longueur des mérithalles ; ce résultat, bien que non significatif, est à rapprocher de celui obtenu par LUCKWILL sur Pommier ; cet auteur constate sur les pousses traitées au C. C. C. et non modifiées dans leur longueur, une augmentation du nombre de mérithalles. Cependant, tandis que ses travaux donnent comme origine essentielle à la réduction de longueur (par C. C. C. et B. 995) le tassement des mérithalles, sur Prunier nous avons constaté en plus de cette action prépondérante (2), un abaissement marqué du nombre des entre-nœuds.

(1) Selon cette hypothèse, la gibérelline synthétisée dans les jeunes feuilles agirait d'une part sur l'allongement des mérithalles, d'autre part sur la formation ou sur la circulation de l'auxine élaborée au niveau de l'apex. L'auxine quant à elle favoriserait le transport des éléments nutritifs vers l'apex (activité méristématique). Le C. C. C., entraînant à la fois une réduction de longueur des mérithalles et de l'activité méristématique, serait un inhibiteur de la synthèse des gibérellines. Le B. 9 aurait une action plus tardive, inhibant seulement l'action de la gibérelline sur l'allongement des mérithalles.

(2) Action prépondérante puisque, outre la réduction de longueur des mérithalles liée à celle du nombre de nœuds de la pousse, on trouve par rapport à des pousses non traitées ayant même longueur, une augmentation du nombre des mérithalles ; de plus, nous avons vu que dans ce type d'analyse les effets de tassement des mérithalles étaient minimisés puisque la pousse porte dans la partie basale n'ayant pas subi l'action du traitement, des mérithalles plus longs que ceux des pousses témoins portant même nombre de nœuds.

Les différences observées entre les effets obtenus avec le B. 995 et ceux constatés avec le C. C. C. laissent supposer que ces deux retardateurs de croissance n'agissent pas au même niveau ; ces conclusions corroborent celles tirées d'autres travaux.

Pour ce qui est de l'induction florale, il existe une action propre des deux retardateurs ; elle se manifeste sur les bourgeons floraux axiaux et s'ajoute à celle qui reste liée aux modifications de croissance. De plus, l'indépendance de ces deux actions paraît relativement bien marquée puisque les parties de pousses achevant leur allongement au moment de l'application subissent l'augmentation d'induction. Cette action indépendante ne semble pas différer avec le B. 995 et avec le C. C. C.

Par contre, les modifications subies par les bourgeons floraux latéraux sont liées à celles de la croissance (réduction du nombre) et une seule application n'a pas révélé d'action spécifique des produits à ce niveau.

Globalement, il y a antagonisme d'action sur les deux types de bourgeons floraux ; il n'a pas été observé de modifications de production de fruits. Il n'est donc pas possible pour l'instant d'envisager l'utilisation de tels produits pour améliorer ou régulariser la production du Prunier domestique. Pour cela, une étude de l'aptitude à fructifier des deux types de bourgeons est à faire chez diverses variétés. Une étude du comportement serait également à envisager, avec des applications répétées au cours de la saison.

Sur le plan théorique, ces résultats montrent une fois de plus l'intérêt des retardateurs de croissance. Ils apparaissent comme des outils particulièrement efficaces pour l'étude des mécanismes de la croissance et du développement : activité méristématique, allongement cellulaire, relations entre pousses, induction florale, etc. En particulier, la diversité d'action des différents produits donne quelque espoir d'approcher, par la reconstitution de cette chaîne complexe, la réalité des processus.

Reçu pour publication en juillet 1968.

SUMMARY

COMPARATIVE EFFECTS OF C. C. C. AND B 995 ON THE GROWTH OF SHOOTS AND FRUIT BUD INITIATION OF MATURE DOMESTIC PLUM TREES (VARIETY «UTILITY»)

This study was essentially made to kwon the possible action of two growth retardants on fruit bud initiation, besides that linked with the growth - initiation relationship. It was carried out in accordance with the pattern of Fisher blocks on whole trees which were spayed only once (2 000 p.p.m. 10 litres per tree).

The analysis were conducted so as to find out if the modifications brought about agreed with the natural correlations between the physiological manifestations on the one hand and the morphological characteristics on the other.

The effects of both retardants, in the same quantity, on the growth of the shoots were rather different :

— The B 995 very much reduced growth : the growing period was shortened and the growth rate was much more lowered ; the number of nodes was reduced and the length of the internodes was much more noticeably reduced.

— The C. C. C. acted differently depending on the vigour of the shoots :

· on vigorous shoots, the effects were similar to those of the B 995, but less marked ;

· on shoots of average strength, on the contrary, there was a tendency to an increased growth : a tendency to a increase in growth rate (taking the growth duration into consideration), to an increase in the length and above all in the number of internodes, which brings on the squeezing of internodes.

The retardant action does not seem to have the same effect on the initiation of different types of buds. The increase in the number of axial fruit buds results not only from the inverse growth-flowering

relationship, but also from an independent direct action which seems to be of the same intensity with B 995 and C. C. C. This action is apparent even on the part finishing its elongation at the time of treatment. The increase in the number of these buds is made at the expense of the vegetative buds. It has not been possible to show a direct action on the lateral fruit buds, but of course the reduction in growth brings on a decrease in the number of these buds.

In conclusion, the two retardants lead to physiological processes which do not conform to « natural » laws. The results are compared to those of other authors ; they appear to confirm the action of C. C. C. and B 995 at different levels. Even if, at the moment, this preliminary work does not enable to show the value of these products for improving plum tree production, they seem to be of great interest for various physiological studies.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BATJER L. P., WILLIAMS M. W., MARTIN G. C., 1964. Effects of N-dimethylaminosuccinamic acid (B. nine) on vegetative and fruit characteristics of apples, pears and sweet cherries. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **85**, 11-16.

BRIAN C., 1966. Premières observations sur l'action du C. C. C. sur de jeunes pommiers de la variété *Golden Delicious*. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **14**, 1067.

EDGERTON L. J., 1966. Some effects of giberellin and growth retardants on bud development and cold hardiness of peach. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **88**, 197-203.

LUCKWILL L. C., CHILD R. D., 1967. Growth retardants on apples : summary of experiments 1964-66 *Long Ashton Ann. Rept.*, **66**, 74-85.

LUCKWILL L. C., 1968. The effect of certain growth regulators on growth and apical dominance of young apple trees. *J. hortic. Sci.*, **43**, 91-101.

MARCELLE R., 1966. Effects of 2-chloroethyl-trimethylammonium chloride and of maleic hydrazide on young apple trees of the *Tydeman's Early Worcester* variety. *Hortic. Res.*, **6** (2), 100-112.

MARCELLE R., RASKIN J.-P., 1967. Quelques aspects du C. C. C. et du B. 995 sur arbres fruitiers. *Fruit Belge*, **35**, 269-274.

MODLIBOWSKA I., 1966. Effects of G. A. and C. C. C. on growth, fruit bud formation and frost resistance of blossoms of young *William's Bon Chrétien* pears. *E. Mall. Res. Stn. Ann. Rept.*, 1965, A. **49**, 88-93.

MONSELISE S. P., GOREN R., HALEVY A. R., 1966. Effects of B. Nine, Cycocel and benzothiazole oxyacetate on flower bud induction of lemon trees. *Proc. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **89**, 195-200.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (4), 423-446.

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE DU RENDEMENT EN GRAINS DU TOURNESOL (*HELIANTHUS ANNUUS* L.) : VARIATIONS, CORRÉLATIONS ET HÉRITABILITÉS DE SES COMPOSANTES

G. PIQUEMAL
avec la collaboration technique de J. CLÉOMÈNE

Station d'Amélioration des Plantes, Centre de Recherches agronomiques du Midi, École nationale supérieure agronomique, 34 - Montpellier
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Pour mieux connaître la structure du rendement en grain du Tournesol, on a étudié pendant deux ans les variations et les relations statistiques des composantes du rendement sous l'influence de certains facteurs du milieu (fumure, peuplement et alimentation en eau).

Le calcul des régressions multiples a montré que dans une population donnée, les composantes du rendement participaient à peu près également à l'expression de celui-ci.

Au contraire la seule régression significative du rendement sur ses composantes chez le pied-mère, pollinisé librement, concernait le nombre des fleurs. Une sélection basée sur ce caractère et retenant un tiers des plantes choisies dans 14 petites populations très diverses a montré un accroissement significatif du rendement de l'ordre de 4 p. 100, en moyenne, à la génération suivante.

La comparaison de 12 hybrides F_1 à leurs parents fait ressortir une hétérosis particulièrement marquée et constante pour le *nombre des fleurs*.

Le taux de fructification des fleurs semble dépendre de l'abondance de celles-ci. De ce fait, il est souvent plus réduit en F_1 que chez le parent moyen. D'ailleurs, la sélection de capitules bien garnis en graines jusqu'au centre ne se traduit par aucune amélioration du rendement.

Le caractère de *grosseur du grain* possède une bonne héritabilité. Il bénéficie d'une hétérosis moindre que le nombre des fleurs. Sa sélection en pollinisation libre n'amène pas d'augmentation du rendement. Mais ce caractère pourrait être facilement fixé par autofécondation et pour les lignées qui le possèderaient il constituerait un élément de bonne aptitude générale à la combinaison.

INTRODUCTION

Un regain d'intérêt s'est manifesté en France, depuis 1960 pour la culture du Tournesol. Le prix des graines pouvait alors être réajusté en tenant compte de la haute teneur en huile des variétés créées en U. R. S. S. et introduites à cette époque. L'encouragement officiel pour cette culture était concrétisé par l'institution d'une prime du Fonds de l'Organisation de la Régularisation des Marchés agricoles.

Malheureusement, les espérances n'ont pas été pleinement satisfaisantes, en raison surtout du niveau insuffisant des rendements enregistrés comparativement à ceux d'autres productions concurrentes.

L'expérimentation a bien défini les techniques culturales les plus recommandables, et cependant, il n'est pas possible de récolter, actuellement, beaucoup plus de 30 quintaux de grains par hectare, en culture irriguée ou sur un terrain pourvu d'une bonne réserve hydrique. Dans des situations moins favorables, sans irrigation, les rendements des cultures les plus soignées avoisinent 20 quintaux par hectare.

L'avenir de cette culture en France est donc conditionné essentiellement par les progrès qui pourront être réalisés dans l'élévation du potentiel de rendement des variétés de Tournesol.

L'intense travail de sélection dont cette espèce a été l'objet en Russie a eu pour résultat la création de variétés résistantes aux Orobanches et à l'*Homeosoma* et adaptées par leurs cycles végétatifs à des situations très diverses. De plus, la teneur en huile moyenne des graines est passée de 27 p. 100 à plus de 40 p. 100 dans les 15 années qui ont suivi la fin de la dernière guerre. Cependant la productivité des variétés nouvelles n'est pas très supérieure à celle des variétés d'autrefois.

La difficulté rencontrée dans l'amélioration de l'aptitude au rendement viendrait en premier lieu, selon V. K. Morosov (7), de la fluctuation particulièrement grande de ce caractère. Cet auteur nous en donne pour exemple les résultats moyens ci-après, enregistrés à l'Institut « I. Z. CH. S. E. U. R. S. S. » de 1925 à 1943, avec la variété *Saratov 169* :

	Moyennes	σ	C. V.
	—	—	—
Grains en quintaux/ha	15,5	5,03	32,8 p. 100
Huile p. 100 amande	52,6	3,61	6,9 —
P. 100 d'écale	39,8	1,64	4,1 —

Il ressort de ce tableau, qu'au cours d'une grande série d'années la teneur en huile des amandes et le pourcentage d'écale ont beaucoup moins fluctué que le rendement en grain. V. K. Morozov y voit la raison pour laquelle la sélection pour ces deux derniers caractères se révèle toujours plus efficace que celle visant à accroître le rendement.

Le Tournesol, plante allogame manifeste souvent une vigueur et une productivité exceptionnelles dues à des combinaisons hétérozygotes temporaires qui ne se retrouvent pas toujours en même proportion à la génération suivante. La dépression de vigueur après l'autofécondation a été longtemps une cause d'échec pour les premiers sélectionneurs russes qui s'étaient attachés à créer des lignées homozygotes destinées directement à la culture. Selon V. K. Morozov (7) l'utilisation ultérieure de ces lignées pour la création de variétés synthétiques ne semble pas avoir donné de résultats très intéressants en Russie où l'on s'est alors orienté vers la sélection de descendances obtenues en pollinisation libre.

Hors de Russie, la vigueur hybride a été également étudiée par plusieurs auteurs, dont J. Unrau et W. J. White, 1944 (12), J. Unrau, 1947 (13), E. Bogulawski et W. Schuster, 1955 (1). Ces auteurs ont souligné l'importance de l'hétérosis chez le Tournesol et l'avantage de son exploitation par la création de variétés synthétiques

dont E. PUTT, 1966 (8) a montré comment prévoir leurs performances et leurs évolutions d'après les tests diallèles des lignées constituantes.

Quelles que soient, cependant, les méthodes d'amélioration préconisées, sélection en pollinisation libre ou création de lignées homozygotes, un problème demeure: comment choisir les pieds-mères ?

Ce choix ne devrait pas être entièrement empirique mais fondé sur une connaissance assez précise des meilleurs indices d'une bonne productivité. En effet, les épreuves d'aptitude à la combinaison n'interviennent en général qu'après une série plus ou moins longue d'autofécondations et il importe que le déchet parmi les lignées fixées soit aussi réduit que possible.

Au départ de la sélection, plutôt que le rendement d'un individu, ce sont les composantes de ce rendement qu'il conviendrait, semble-t-il de prendre en considération, en raison de leur moindre fluctuation. Parmi ces composantes, un ordre de préférence devrait être établi selon leur plus ou moins grande indépendance vis-à-vis des facteurs non génétiques de variation. Or, pour l'instant, nous ne disposons à ce sujet que d'un très petit nombre d'indications lorsqu'encore celles-ci ne sont pas contradictoires.

A. et M. ROS, 1939 (9), ont étudié quelques corrélations entre le rendement en grains et certains caractères végétatifs, mais sans tenir compte des composantes du rendement. A. SCHIEBE, 1938 (10) préconise la sélection de variétés à petits grains. V. K. MOROZOV (7) au contraire remarque la grande variabilité du poids de mille grains et pense que la recherche de gros grains pourrait amener une amélioration du rendement.

Cet auteur signale, en outre, une corrélation positive entre le diamètre du capitule et le poids de grains qu'il porte. Cependant si l'on se refère à P. G. SEMIKHNENKO et V. S. KAMENNOBRODSKAJA (11), des rendements identiques ont été obtenus pendant quelques années consécutives, à partir de grains provenant de capitules classés en gros, moyen et petit diamètres.

En définitive, il paraissait utile, au moment d'entreprendre l'amélioration variétale du Tournesol en France, de recueillir un supplément d'information sur la variation et l'héritabilité des principaux caractères qui composent le rendement.

L'objet de la présente publication est de faire connaître quelques premiers résultats.

CARACTÈRES ÉTUDIÉS

Le rendement en grain d'un capitule de Tournesol peut s'exprimer sous la forme du produit suivant :

$$Rt = (r \times f) \times \frac{t}{100} \times \frac{p}{1\,000}$$

où Rt = rendement par capitule,
r = nombre de rangées de grains par capitule,
f = nombre de fleurs par rangée,
t = taux de fructification des fleurs,
p = poids de 1 000 grains,
t pouvant s'estimer d'après le nombre de fleurs ayant fructifié par capitule.

Si l'on examine un capitule de Tournesol, on constate que les fruits sont disposés de façon assez régulière (fig. 1) et qu'un même akène appartient à quatre alignements différents. L'un de ceux-ci devra être choisi comme « rangée » pour l'expression du rendement dans la formule précédente.

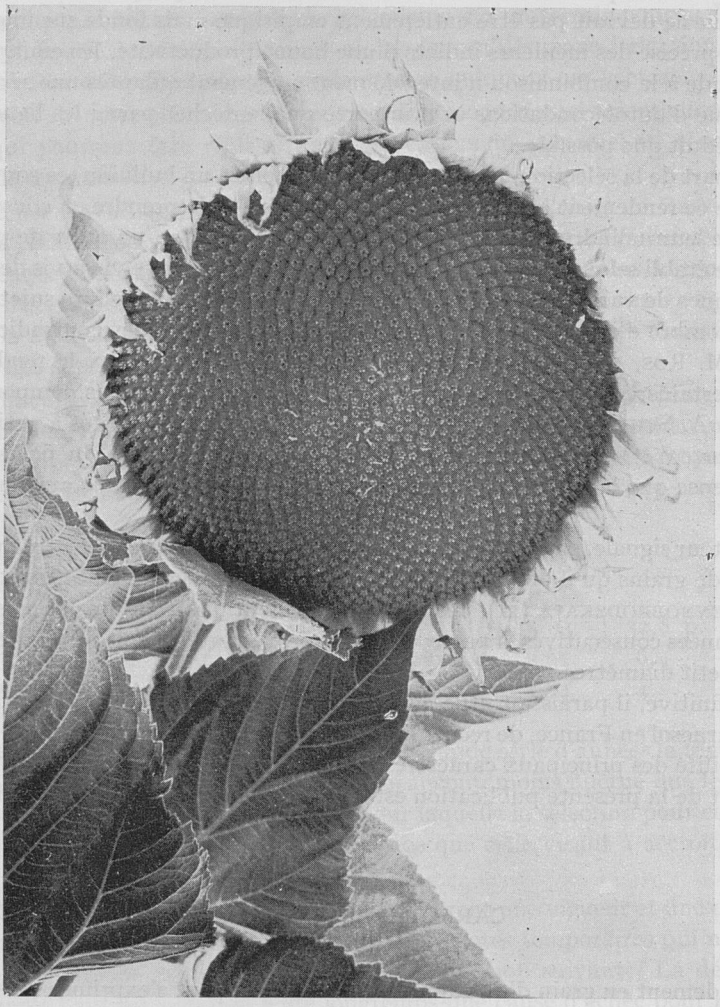


FIG. 1. — *Capitule de Tournesol en fin de floraison*
(Photo LABRY E. N. S. A. M.)

La définition des rangées de grain peut se fonder en première analyse sur l'observation des fruits dont la section transversale rappelle de très près un parallélogramme (fig. 2). Les grains accolés par leurs faces latérales les plus larges s'alignent sur des arcs R. Accolés par leurs faces les moins larges, les grains constituent des arcs plus courts et plus nombreux *r*. Le nombre des arcs *r* varie de 70 à 90 pour une variété aussi tardive que *Vniimk 65-40*, les arcs R n'étant en moyenne qu'au nombre de 54.

Les fruits en contact par leurs arêtes permettent aussi de reconnaître un alignement très court ρ et un alignement très long suivant une spirale ℛ.

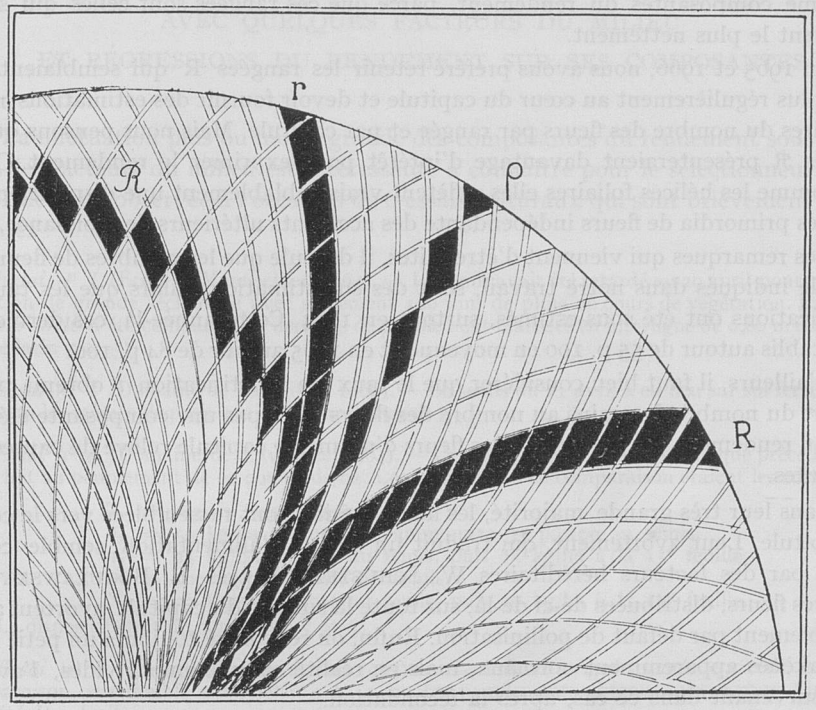


FIG. 2. — *Disposition schématique des grains*

Après plusieurs années d'observations nous mettant en présence de nombreux cas particuliers, il nous est apparu, cependant que les définitions précédentes des rangées de grain étaient insuffisantes. En effet, la disposition des grains sur le capitule mûr est le résultat d'interactions mécaniques au cours de la croissance des fruits. L'avortement précoce de certaines fleurs ou des disharmonies de croissance entre le plateau et les akènes peuvent entraîner le déplacement de ces derniers. De ces faits il résulte que les arcs ρ peuvent simuler les rangées *r* dont le nombre semble alors excessif, de même que les arcs d'apparence R peuvent atteindre un nombre voisin de 80, au lieu d'une cinquantaine. Il s'agirait là en réalité d'arcs *r*, tandis que les vrais arcs R portent des grains en contact par les arêtes et non plus par leurs faces latérales. Quant aux rangées ℛ, elles passent inaperçues, les grains qui leur appartiennent étant éloignés les uns des autres.

L'interprétation de ces anomalies nous est venue, notamment, de l'observation d'une lignée homozygote, chez laquelle nous avons remarqué que le sens de rotation des hélices foliaires était le même que celui des rangées ℛ, sauf lorsque les nombres d'arcs apparents *r* et R étaient très éloignés des valeurs moyennes. On retrouvait dans ces cas-là des nombres de rangées ℛ, R, *r* et ρ voisins des nombres habituels si l'on

décidait de définir ces rangées d'après le sens des hélices foliaires sans tenir compte du mode de contact des grains sur la rangée.

Quand la présente étude a été entreprise, en 1964, nous avons adopté les rangées *r* comme composantes du rendement, parce que ces rangées sont celles qui se remarquent le plus nettement.

En 1965 et 1966, nous avons préféré retenir les rangées R qui semblaient parvenir plus régulièrement au cœur du capitule et devoir fournir des estimations moins aléatoires du nombre des fleurs par rangée et par capitule. Mais nous pensons que les rangées $\mathcal{R}$ présenteraient davantage d'intérêt pour exprimer le rendement. Orientées comme les hélices foliaires elles reflètent vraisemblablement une disposition précoce des primordia de fleurs indépendante des accidents ultérieurs de croissance.

Des remarques qui viennent d'être faites, il découle que les nombres de fleurs par capitule indiqués dans notre travail, sont des surestimations, alors que les taux de fructifications ont été sous-estimés, surtout en 1964 .Cette année-là, ces derniers se sont établis autour de 55 p. 100 en moyenne et en 1965 autour de 84 p. 100.

D'ailleurs, il faut bien considérer que le taux de fructification *t* obtenu par le rapport du nombre de grains au nombre des fleurs n'est pas une composante élémentaire du rendement car la stérilité des fleurs d'un même capitule relève de causes très différentes.

Dans leur très grande majorité, les fleurs stériles sont rassemblées vers le centre du capitule. Leur avortement, qui traduit un défaut d'alimentation, semble conditionné par des facteurs héréditaires W. SCHUSTER, d'après E. BOGULAWSKY (1). D'autres fleurs, distribuées de-ci de-là, sur toute la surface du capitule, avortent aussi, probablement par défaut de pollinisation. Enfin, on rencontre toujours un petit nombre d'akènes apparemment normaux, mais en réalité complètement vides, l'avortement survenant dans ce cas, après la fécondation.

Il n'était matériellement pas possible de dissocier tous ces cas de stérilité et le taux *t* les englobe tous.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Divers essais culturaux utilisant les variétés *Vniimk 65-40*, en 1964 et *Pěrědovik*, en 1965, ont été réalisés au domaine de Lavalette, près de Montpellier. A l'occasion de ces essais, 10 pieds normalement environnés ont été prélevés dans chaque parcelle, fournissant ainsi des valeurs moyennes parcellaires des composantes du rendement. Au contraire l'étude de 12 populations a été réalisée sur des résultats individuels dans le but d'estimer la variation totale à laquelle la variabilité génétique contribue pour une grande part.

Dans tous ces cas, les données recueillies ont servi à établir et à comparer les coefficients de variation et les corrélations des composantes entre elles ainsi que les régressions du rendement du capitule sur celles-ci.

Les 12 variétés, déjà signalées, ont aussi été utilisées pour établir les régressions des rendements et des valeurs moyennes des caractères de 325 descendances sur les composantes du rendement de leurs pieds-mères.

Dans tous les essais autres que ceux de peuplement, on a adopté une densité de 35 000 plantes à l'hectare. On doit considérer aussi que chez le Tournesol oléagineux, plante à inflorescence unique, la productivité à l'unité de surface est en relation simple avec la productivité des individus en l'absence de compétition.

VARIATION DES COMPOSANTES DU RENDEMENT AVEC QUELQUES FACTEURS DU MILIEU ET RÉGRESSIONS DU RENDEMENT SUR SES COMPOSANTES

La fluctuation plus ou moins grande des composantes du rendement sous l'influence des facteurs du milieu est intéressante à connaître pour le sélectionneur.

Elle a été observée à l'occasion de 6 essais culturaux qui sont brièvement décrits ci-après :

Essai n° 1 (École de Montpellier, 1964). — Le semis avait été retardé au 29 avril pour créer une situation de grande sécheresse avec seulement 100 mm de pluie en cours de végétation. La variété *Vniimk 65-40* a été comparée à 3 densités de peuplement réalisées en interligne de 0,80 m ou 0,40 m. (Carré latin 5 × 5).

Essai n° 2 (Domaine de Lavalette, 1964). — Le semis du 11 avril a eu lieu sur sol fertile et irrigué selon les mêmes dispositions que pour l'essai n° 1.

Essai n° 3 (Domaine de Lavalette, 1964). — Le semis, dans le même milieu que précédemment a été fait au peuplement de 60 000 pieds/ha. Les traitements en comparaison étaient les suivants :

T = témoin, sans fumure azotée,
n_1 = 50 kg/ha d'azote de l'ammonitre 33 p. 100 au semis,
n_2 = 25 kg/ha d'azote au semis, puis 25 kg/ha à la 15e feuille,
N_1 = 100 kg/ha d'azote au semis,
N_2 = 50 kg/ha d'azote au semis, puis 50 kg/ha à la 15e feuille.

Le dispositif était un carré latin 5 × 5.

Essai n° 4 (Domaine de Lavalette, 1965). — La culture irriguée, semée le 2 avril, mettait en comparaison, sur double carré latin 4 × 4, quatre peuplements obtenus avec 0,70 m d'interligne (variété *Peredovik*).

Essai n° 5. — Dans la même situation que ci-dessus et suivant le même dispositif on a comparé les 4 fumures minérales ci-après :

n = 50 kg/ha d'azote de l'ammonitre 33,5 p. 100 au semis,
N = 100 kg/ha d'azote au semis,
*n*P = 128 kg/ha de P_2O_5 et 50 kg/ha d'N, fournis par le phosphate d'ammonium au semis,
NP = même fumure que *n*P, mais avec un complément de 50 kg/ha d'azote de l'ammonitre.

L'analyse des résultats a montré que seul l'azote avait produit quelques effets significatifs, c'est pourquoi les effets de P et de l'interaction N × P ne seront pas rapportés.

Essai n° 6. — Il s'agissait d'un essai d'irrigation, semé le 12 avril 1965 au Domaine de Lavalette (variété *Pěrědovik*) et dans lequel 4 traitements étaient comparés sur 4 blocs :

T = témoin non irrigué,
A = une irrigation de 40 mm, 8 jours après l'apparition des boutons
B = une irrigation de 60 mm au début de la floraison,
C = deux irrigations correspondant à la somme A + B.

Les 6 essais mentionnés ont fourni des valeurs moyennes des composantes du rendement basées sur l'observation de 40 à 80 pieds. Ces valeurs ont été portées au tableau 1, ainsi que les coefficients de variation qui les concernent et que l'on doit attribuer aux facteurs contrôlés.

Il n'a pas été possible de grouper les données de 1964 et de 1965 puisque la deuxième année nous avons jugé nécessaire de baser nos observations sur les rangées R au lieu des rangées *r*, ce qui devait réduire considérablement les erreurs d'estimation

pour le nombre des fleurs et le caractère *t* (voir les deux lignes inférieures du tableau 1). En l'absence du groupement des données il se dégage toutefois de l'examen de l'ensemble du tableau 1, les quelques conclusions suivantes.

TABLEAU I

Valeurs moyennes des composantes du rendement par capitule, et coefficients de variation attribuables aux facteurs contrôlés, pour 6 essais réalisés en 1964 et 1965 (N. S. ; *, $p \leqslant 0{,}05$; ** $p \leqslant 0{,}01$)

Facteurs de variation	1964, *r* 1965, R	1964 f_r 1965 f_R	*t*	*p*	Rendement gr/capit.	Huile % amande
1964 essai n° 1						
Peuplements : 31 000	74 N.S.	18 N.S.	51,8 N.S.	48,3 N.S.	35,1 *	64,6 N.S.
62 000	68	16	51,3	44,3	25,9	59,0
83 000	65	15	51,8	41,6	19,8	61,7
C. V. σ_t p. 100 M	*17,75*	*28,99*	*1,60*	*19,84*	*78,78*	*12,06*
1964 essai n° 2						
Peuplements : 31 000	92 **	22 **	64,5 *	82,7 **	100,8 **	60,7 N.S.
62 000	76	19	53,5	63,7	44,6	63,9
83 000	71	17	49,4	60,5	35,9	62,4
C. V. σ_t p. 100 M	*39,46*	*36,65*	*32,48*	*40,68*	*165,62*	*6,73*
1964 essai n° 3						
Fumure azotée 0 d'N	76 N.S.	18 N.S.	49,0 N.S.	64,0 N.S.	47,6 N.S.	66,9 *
50 kg	73	20	58,6	69,4	55,6	64,3
25 kg + 25 kg	75	19	56,5	67,6	53,8	61,8
100 kg	82	19	63,2	71,8	51,8	62,7
50 kg + 50 kg	75	18	52,1	64,9	54,0	57,7
C. V. σ_t p. 100 M	*3,22*	*7,55*	*7,49*	*10,58*	*12,22*	*12,11*
1965 essai n° 4						
Peuplements : 25 000	59 **	29 **	85,2 **	84,7 **	123,8 **	66,5 *
40 000	57	26	78,4	71,1	81,0	68,9
60 000	53	23	79,4	63,4	62,1	68,9
80 000	51	21	72,6	56,6	45,2	70,1
C. V. σ_t p. 100 M	*18,28*	*37,43*	*18,48*	*49,33*	*122,5*	*6,27*
1965 essai n° 5						
Fumure azotée 50 kg	55 N.S.	26 N.S.	78,4 N.S.	67,8 N.S.	77,9. N.S.	69,9 **
100 kg	55	24	79,4	69,5	78,1	67,2
C. V. σ_t p. 100 M	*1,63*	*19,26*	*3,79*	*4,35*	*5,20*	*11,19*
1965 essai n° 6						
Irrigations T	52 N.S.	20 N.S.	89,1 N.S.	73,8 **	69,3 *	72,3 N.S.
A	50	21	89,2	79,5	74,0	73,3
B	53	22	89,8	74,4	79,5	69,4
C	52	20	96,6	89,3	87,3	70,2
C. V. σ_t p. 100 M	*5,02*	*7,82*	*5,78*	*18,15*	*19,95*	*5,05*
Facteurs non contrôlés :						
C. V. σ_e p. 100 M 1964	11,69 % (*r*)	15,43 % (f_R)	23,39 %	9,48 %	21,69	7,51 %
C. V. σ_e p. 100 M 1965	6,33 % (R)	8,36 % (f_R)	6,16 %	9,58 %	14,97	4,05 %

Les coefficients de variation des composantes du rendement, évidemment inférieurs au coefficients de variation de ce dernier permettent un classement des carac-

tères à peu près le même pour tous les essais, qui est d'ailleurs identique à celui fourni par les coefficients de variations dues aux facteurs non contrôlés, en 1965, (ligne inférieure du tableau 1).

On voit que le taux de fructification bien qu'entaché des plus grandes erreurs puisqu'il a été estimé d'après R et f_R, a un coefficient de variation des plus bas. Seule l'augmentation du peuplement a été capable de réduire le taux de fructification alors que les irrigations ou les apports d'azote ne l'ont pas modifié de façon significative.

Durant la formation du capitule, le développement successif des caractères composants suit un ordre logique, qui est celui adopté au tableau 1 : r ou R, f_r ou f_R, t, et p. Il est non moins logique que le caractère p, dernier à apparaître soit le plus soumis aux variations des conditions extérieures. La même considération permet d'expliquer la fluctuation moindre du nombre des rangées r ou R, que du nombre de fleurs par rangée.

Il faut constater cependant que la compétition selon les peuplements expérimentés intervient déjà dès que le capitule prend naissance, (environ 5 semaines après la levée) et affecte le nombre des rangs.

Pour référence, une colonne à la droite du tableau 1 a été réservée à la richesse en huile des amandes, caractère dont on sait que la sélection est bien plus facile que celle pour le rendement. Les coefficients de variation pour ce caractère sont de même ordre de grandeur que ceux enregistrés pour les composantes du rendement, mais on constate toutefois que ceux-ci sont généralement plus élevés que ceux-là sauf lorsqu'intervient le facteur « azote » (dose ou mode d'application). En 1964, comme en 1965, la dose la plus faible d'azote correspondait à une teneur en huile des amandes significativement plus élevée que pour tous les autres traitements expérimentés.

Une comparaison plus complète des composantes du rendement doit se fonder sur l'observation de la part qu'elles prennent à la réalisation du rendement, compte tenu des modifications que les facteurs du milieu pourraient apporter aux régressions du rendement sur ses composantes.

Pour chaque essai et pour chaque caractère, la variation des rendements par pied, après transformation logarithmique, a été analysée en séparant :

— la part due à la régression « rendement et composante », commune à tous les traitements de l'essai ;

— la part due aux différences entre les régressions propres à chaque traitement ;

— la part due à l'erreur expérimentale (K. MATHER, 1951).

Par exemple, pour l'essai n° 1 et le caractère r, l'analyse de la variance se présentait comme indiqué au tableau 2, où l'on voit que la régression commune est significative ($F = 6{,}120$, soit $t = \sqrt{F} = 2{,}47$), alors que les régressions pour chaque traitement de cet essai ne diffèrent pas significativement entre elles.

Il en sera d'ailleurs de même dans tous les cas étudiés à la seule exception du caractère p dans l'essai n° 1 où l'on a observé au peuplement de 31 000 plantes par hectare un coefficient de régression, $b = 0{,}035\,45$ significativement supérieur au coefficient de régression commun aux trois peuplements ($b = 0{,}011\,14$).

Les facteurs du milieu que nous avons étudiés ne modifiant pas de façon très nette les régressions, on a calculé les régressions communes aux essais d'une même année. Celles-ci ainsi que les régressions communes par essai sont indiquées au tableau 3.

TABLEAU 2

Analyse de la variance des rendements d'après les régressions rendement sur nombre de rangées r (essai nº 1)

Composantes de la variation	Dº lib.	Σ Carrés	Variances	F	F à 0,05
Régression commune	1	0,148 583	0,148 583	6,120	4,38
Diff. entre régressions..	2	0,040 203	0,020 101	0,828	3,52
Diff. entre moyennes ...	2	0,086 286	0,043 143	1,781	3,52
Erreur	19	0,461 308	0,024 279		
Total	24	0,736 380			

TABLEAU 3

Coefficients de régression du rendement par capitule (logarithmes) *sur les caractères composants*

Nature des essais		1964 *r* / 1965 R	1964 *fr* / 1965 *fr*	*t*	*p*
1964	essai nº 1 (peuplement)	0,011 55**	0,021 30*	0,007 20 **	0,011 14*
	essai nº 2 (peuplement)	0,001 08 N.S.	0,003 66 N.S.	0,000 34 N.S.	— 0,000 27 N.S.
	essai nº 3 (fum. azotée)	0,009 17**	0,037 80**	0,008 52 *	0,016 09**
b commun aux essais de 1964		0,008 03	0,023 34	0,005 98	0,011 82
Degré de certitude, *t*		3,89	3,28	3,34	4,78
1965	essai nº 4 (peuplement)	0,006 51 N.S.	0,020 59**	0,008 93**	0,006 73**
	essai nº 5 (fum. azotée)	0,029 67**	0,043 75**	0,013 34**	0,010 63**
	essai nº 6 (irrigations)	0,007 66 N.S.	0,031 36**	— 0,004 37 N.S.	0,005 35 N.S
b commun aux essais de 1965		0,018 87	0,037 22	0,010 34	0,009 49
Degré de certitude, *t*		6,01	8,38	4,45	8,62

Il apparaît en définitive que le rendement est lié à toutes ses composantes par des régressions d'importances à peu près égales.

VARIATION ET RÉGRESSION DU RENDEMENT SUR SES COMPOSANTES DANS DIVERSES POPULATIONS

Les données rapportées jusqu'ici étaient fournies par des échantillons de 10 pieds prélevés dans les populations de la variété *Vniimk 65-40* en 1964 et de la variété *Pěrědovik*, en 1965. Par ces échantillonnages la variabilité due aux génotypes était en grande partie éliminée, ce qui permettait d'étudier les effets des facteurs du milieu.

Au contraire on a estimé les coefficients de variation entre individus dans 12 populations isolées, très différentes dont les effectifs et les caractéristiques sont indiqués au tableau 4. Pour une population dans un milieu donné, les coefficients de variation reflètent la variabilité génétique en même temps que la fluctuation due aux facteurs naturels de croissance et de développement des individus.

La variance des coefficients de variation obtenus peut se décomposer en une part due aux composantes du rendement et une part due au complexe « population et milieu ». Les variances correspondantes peuvent être rapportées à la variance résiduelle qui contient la part revenant à l'interaction « composantes et population milieu ». On obtient alors dans le premier cas un rapport $F = 6{,}605$ (au lieu de $F = 4{,}51$, au seuil de probabilité 0,01) et dans le deuxième cas, $F = 1$, non significatif. Les coefficients de variation sont donc nettement différents de caractère à caractère, la variation générale étant peu différente selon les populations.

Le classement relatif des caractères R, f et p d'après leurs coefficients de variation moyen (ligne inférieure du tableau 4) reste le même que celui observé dans les essais culturaux de 1964 et 1965. Il n'a pas été modifié par la variabilité génotypique. Au contraire la fluctuation de t apparaît ici beaucoup plus importante que dans les essais précédemment cités.

Pour chacune des populations déjà citées on a calculé les régressions simples du rendement sur ses composantes. Comme précédemment (variétés *Vniimk 65-40* et *Pěrědovik*, en essais culturaux) on a analysé les parts de variation des rendements revenant aux régressions des variétés et celles revenant aux régressions communes.

Les effectifs trop réduits des populations n'ont permis de déceler que cinq régressions partielles significatives sur les quarante-huit régressions qui ont été calculées. Ces régresssions partielles, pour un même caractère, doivent être généralement considérées comme différentes entre elles et différentes de leur régression commune. Toutefois pour le caractère t, la valeur de $F = 1{,}76$ ne fait qu'approcher de la valeur limite correspondant à la probabilité de 0,05 (tabl. 5).

VARIATION DES COMPOSANTES DU RENDEMENT EN FONCTION DES COMBINAISONS HYBRIDES

La variation des différences entre les valeurs des hybrides et celles de leurs parents moyens présente un grand intérêt pratique puisqu'elle doit nous renseigner sur l'ampleur de l'hétérosis à attendre d'un croisement quelconque.

TABLEAU 4

Valeurs moyennes et coefficients de variation des caractères composant le rendement en grain par capitule dans 12 populations

Variétés et milieu		R	*f*	*t*	*p*
De Simone G 3 : très tardif (88 j) (1)	$\bar{x}$	52,5	21,0	71,1 %	79,1
cultivé à l'irrigation	σ	6,9	3,8	16,4	13,8
sur terrain fertile à Nîmes ; n = 13	CV %	13,09	17,97	21,91	17,46
		58,7	29,3	61,6 %	131,3
Selleccion Massaux: (85 j) ; n = 20 en milieu riche, irrigué :		3,8	5,4	22,2	21,2
		6,46	18,36	36,12	16,14
		66,9	23,5	74,0	81,0
VNIIMK 65-40 (80 J) n = 47 terre moyenne ; irriguée :		14,5	3,2	16,6	13,1
		21,69	13,57	22,40	16,13
		84,9	33,0	72,8	83,5
Mandon 15 (80 j) n = 46 terre de jardin, très fertile irriguée :		7,8	4,7	12,9	11,0
		9,27	14,20	17,74	13,14
		54,9	26,5	86,8	83,6
Stepniak: (76 j) n = 29 Champ fertile, irrigué :		6,3	3,5	14,9	16,7
		11,43	13,22	17,18	19,95
		63,2	25,2	78,6	103,7
Nain-noir (76 j) n = 47 champ fertile irrigué :		11,4	4,1	14,8	13,6
		18,01	16,33	18,85	13,07
		57,2	27,2	86,1	89,5
Peredovik (72 j) n = 54 terre jardin profonde et irriguée		7,1	4,2	13,2	19,2
		12,44	15,56	15,27	21,45
		55,2	20,7	78,1	88,9
Armavir 93-45 = (68 j) n = 38 terre moyenne irriguée		12,3	4,2	15,7	17,0
		22,8	20,21	20,10	19,06
		50,9	22,2	70,4	88,3
Armavir 93-45 (*sélection précoce*) (65 j) n = 89 terre : moyenne irriguée :		6,7	3,6	15,4	17,7
		13,17	16,23	21,80	20,05
		52,5	21,0	75,1	79,0
VNIIMK 88-83 (*sélection précoce*) (64 j) n = 55 terre fertile irriguée		6,9	3,8	16,4	13,8
		13,09	17,97	21,91	17,46
		56,3	26,3	62,6	88,7
Sofia (63 j) n = 31 terre fertile irriguée :		5,3	3,1	15,8	13,5
		9,34	11,78	25,20	15,16
		43,00	21,0	56,8	76,7
Borowsky (57 j) n = 21 terre moyenne non irriguée :		9,7	3,2	20,0	13,5
		22,44	15,18	35,19	17,53
Coefficients de variations moyens par caractère					
p.p.d.s. pour p = 0,05 d = 2,49		14,39	15,88	22,81	20,66
pour p = 0,01 d = 3,36					

(1) Nombre de jours de la levée au début de la floraison observés sur la collection établie fin mars au domaine de Lavalette.

TABLEAU 5

Coefficients de régression communs à 12 populations pour le rendement sur ses composantes

Composantes du rendement	R	*f*	*t*	*p*
Régression com. *b*	0,003 640	0,007 520	0,004 145	0,003 290
Test *t*	5,92	7,44	12,56	9,99
F (1)	2,77	5,87	1,76	3,58

(1) Test pour la variation du rendement due aux différences entre les régressions partielles (F = 2,32 pour $p = 0,01$).

TABLEAU 6

Résultats de 12 croisements : comparaison des hybrides F_1 à la moyenne de leurs parents (P_m).

Croisements	R		f_R		*t*		*p*	
	P_m	F_1	P_m	F_1	P_m	F_1	P_m	F_1
1 : PZ-1 × F 19	64,1	70,4	25,9	30,8	91 %	95 %	76,9	77,4
2 : PZ-1 × F 20-1...	67,7	99,7	24,5	34,7	73	75	73,3	92,4
3 : D 34-2 × F 19 ..	69,4	70,0	28,0	28,0	(91)	(82)	(83,0)	(77,8)
4 : D 34-2 × P7-1...	59,7	82,2	23,2	35,2	(100)	(86)	67,6	92,9
5 : D 34-2 × F 20-1	(78,0)	(68,2)	26,6	29,8	(73)	(52)	82,4	82,7
6 : S.M. × N-*n*.....	48,0	53,2	28,9	37,7	59	100	87,4	111,5
7 : BH-3 × N-*n*	68,2	74,8	28,1	31,2	73	95	87,5	109,0
8 : B 12-1 × N-*n* ...	73,7	74,8	30,3	36,3	75	100	(89,5)	(79,0)
9 : P7-1 × N-*n*	74,8	96,8	(39,2)	(33,6)	(84)	(68)	61,5	108,0
10 : Ag-3 × N-*n*	(70,4)	(66,0)	31,6	34,5	74	100	61,5	100,0
11 : B 12-1 × B 11-3 .	60,5	72,6	24,2	40,2	63	66	(102,0)	(92,0)
12 : Ag-3 × B 12-1 ..	62,7	77,0	27,8	32,7	(64)	(57)	76,0	103,0
Moy. P_m et F_1	66,43	75,48	28,19	33,73	76,67	81,33	79,05	93,81
Moy. F_1 % Moy. P_m	113,62		143,56		106,08		118,67	
Md = moy. (F_1-P_m) .	9,05		5,54		4,66		14,76	
$\sigma d = \sqrt{\sigma P_m^2 + \sigma F_1^2}$.	15,12		5,49		21,46		17,42	
$\sigma M_d = \sigma_d / \sqrt{12}$ ...	4,36		1,58		6,19		5,03	
$t = Md/\sigma Md$	2,08		3,51		0,75		2,93	
C.V. $\sigma d/M_d$	1,67		0,99		4,6		1,18	

On peut se demander, alors, si les caractères composants du rendement se comportent de la même façon à la suite d'une hybridation. Une réponse précise à ces questions nécessiterait la réalisation d'un grand nombre de croisements diallèles à l'aide de lignées homozygotes dont nous ne disposions pas.

Quelques données ont cependant été recueillies à l'occasion de 12 croisements utilisant 9 lignées d'origines très différentes ainsi qu'une populations homogénéisée. Dix pieds moyens de chacun des parents et des F_1 ont permis d'établir les valeurs des composantes du rendement rapportées au tableau 6.

Pour chacune des composantes, les résultats font ressortir des réponses particulières à l'hybridation.

TABLEAU 7

Coefficients de corrélation partiels et coefficient de corrélation commun pour les composantes du rendement prises 2 à 2 (1965)

	f_R				p	
R	+ 0,271 5	+ 0,412 2**	— 0,158 5	— 0,233 4	+ 0,132 7	— 0,009 8
	— 0,259 9	+ 0,260 7	— 0,300 4	— 0,263 1	+ 0,110 3	— 0,468 7**
	+ 0,363 0*	+ 0,079 8	— 0,590 5**	— 0,240 4*	— 0,142 2	— 0,357 6**
	+ 0,087 2	+ 0,515 3**	— 0,338 2*	+ 0,485 0**	+ 0,175 0	— 0,365 1**
	+ 0,094 0	+ 0,089 4	— 0,430 5	+ 0,031 9	+ 0,122 9	+ 0,124 0
	+ 0,189 8	+ 0,538 7*	— 0,287 0*	— 0,207 9	+ 0,053 0	— 0,326 2
	r = + 0,240 389**		r = — 0,267 374**		r = — 0,141 063**	
			— 0,213 4	— 0,330 5*	— 0,008 9	— 0,031 4
			+ 0,033 2	— 0,052 1	+ 0,025 2	— 0,312 5
		f_R	— 0,425 5**	— 0,113 6	— 0,034 9	— 0,245 0*
			— 0,416 9**	— 0,180 9	— 0,239 8	— 0,416 2**
			— 0,410 3*	— 0,234 8	— 0,002 6	— 0,193 3
			— 0,439 5**	— 0,238 5	+ 0,166 8	— 0,055 0
			r = — 0,263 800**		r = — 0,149 551**	
					— 0,377 8	— 0,130 2
					— 0,419 8*	— 0,013 8
				l	— 0,750 4**	— 0,019 5
					+ 0,033 2	— 0,057 6
					— 0,135 9	+ 0,151 4
					+ 0,060 4	+ 0,441 3*
					r = — 0,115 947*	

Populations et effectifs :

	n		n
De Simone	13	*Pěrědovik*	54
Selecc. Massaux	20	*Arm. 93-45 N*	38
Vniimk 65-40	47	*Arm. 93-45 P*	89
Mandon 15	46	*Vniimk 88-83 T.P.*	55
Stepniak	29	*Sofia*	31
Nain noir	47	*Borowsky*	21

Si les caractères *p* et R bénéficient d'une hétérosis modérée, par contre, le *nombre des fleurs par rangée* répond très fortement et régulièrement à l'hybridation avec, en F_1, un nombre de fleurs égal à 143,5 p. 100 de la moyenne des parents, soit 5 à 6 fleurs de plus par rangée (test $t = 3,51$).

Le *taux de fructification* se singularise par une plus grande variété de réponses à l'hybridation (C. V. $\sigma\, d/M_d = 4,60$, à la ligne inférieure du tableau 6), avec une réponse moyenne faible ($F_1 = 106,08$ p. 100 de la moyenne parentale ; différence non significative). Cinq fois sur 12, l'hybride a eu un taux de fructification plus faible que celui de ces parents, fait qui pourrait parfois s'expliquer par la production chez l'hybride d'un nombre excessif de fleurs mal alimentées (cas des croisements nos 4 et 12). Certaines combinaisons cependant, sont avantageuses pour toutes les composantes lorsque les parents possèdent de bonnes aptitudes spécifiques à la combinaison.

Cette aptitude spécifique ne peut être prévue à l'avance, tandis qu'une bonne aptitude générale devrait, au moins en partie, être conférée aux lignées par la sélection. Celle-ci ne pourra certainement pas porter à la fois sur toutes les composantes, en raison des corrélations négatives qu'elles risquent de présenter. Un choix devra s'imposer et la sélection devra se porter de préférence sur les caractères les moins fréquemment bénéficiaires de l'hétérosis.

CORRÉLATIONS ENTRE LES COMPOSANTES DU RENDEMENT

Ces corrélations ont été calculées en 1965 dans chacune des 12 petites populations déjà citées. Les coefficients de corrélation obtenus ont été réunis au tableau 7, ainsi que les coefficients de corrélation communs aux 12 populations. Ces derniers ont été

TABLEAU 8

Coefficients de régression multiple du rendement sur ses composantes (moyennes de 10 pieds)

Variétés	R	*f*	*t*	*p*
Ienissei	0,949 4 (4)	1,154 8 (1)	0,791 7 (2)	1,207 6 (3)
Sofia	0,961 5 (4)	1,017 7 (1)	0,971 2 (2)	0,966 7 (3)
V. 88-83 T.P.	1,012 2 (1)	0,824 2 (4)	0,957 5 (2)	0,909 9 (3)
V. 88-83 P	1,011 6 (2)	0,890 4 (4)	0,959 1 (1)	0,920 6 (3)
Armavir T.P.	0,989 0 (2)	0,708 6 (3)	1,072 7 (1)	1,070 9 (4)
Armavir P.	0,890 5 (1)	0,980 8 (3)	0,865 3 (2)	0,808 2 (4)
G.F.T.P.	0,808 3 (4)	0,445 2 (2)	0,725 1 (4)	1,116 0 (1)
Nain Noir N			0,544 0 N.S.	
Nain Noir T	1,076 0 (2)	0,991 2 (4)	1,059 5 (1)	0,994 1 (3)
Pěrědovik	0,975 8 (3)	1,012 3 (4)	1,059 5 (1)	0,964 9 (3)
G.F.N.	0,980 5 (4)	0,922 7 (2)	0,889 4 (1)	1,005 8 (3)
G.F.T.	1,060 0 (3)	0,287 4 (4)	0,973 6 (1)	0,912 5 (2)
Stepniak	0,946 6 (4)	1,029 9 (2)	0,979 3 (3)	1,041 9 (2)
Pour l'ensemble	1,029 5 (1)	0,827 3 (4)	0,922 8 (2)	0,948 1 (3)

établis d'après les corrélations partielles pondérées en fonction des invariances (Fischer).

Les corrélations nous font sentir les limites d'une action destinée à accroître le rendement car elle ne pourrait pas porter en même temps sur toutes les composantes.

Les variations de R et de f_R sont concomitantes ($r = + 0{,}24$, hautement significatif). Comme d'autre part, les corrélations de ces deux caractères avec les caractères t et p sont de même signe, on pourrait simplement remplacer R et f_R par le seul caractère « nombre de fleurs par capitule » et dire que l'accroissement du nombre des fleurs s'accompagne d'une réduction de la fertilité et d'une diminution du poids des mille grains.

Cette conclusion basée sur l'observation des coefficients de corrélation pondérés pour l'ensemble peut être étendue à la plupart des petites populations à partir desquelles ont été calculés des coefficients de corrélation de même signe (les corrélations de signe contraire sont très rares et non significatives).

En fait, les coefficients de corrélations mettent en évidence des relations *d'interdépendance* entre deux variables. *A priori* il n'est pas impossible que le nombre des fleurs soit plus ou moins dépendant de la grosseur des grains ou du taux de fructification. Mais la dépendance inverse peut être affirmée avec beaucoup plus de certitude.

Le nombre des fleurs, déterminé lorsqu'un quart de la durée du cycle développement s'est écoulé, s'impose de bonne heure et conditionne d'abord le taux de fructification, puis la grosseur des grains.

Ce dernier caractère dépend aussi du taux de fructification, comme le montrent les corrélations généralement négatives entre t et p (à l'exception de celle enregistrée pour la variété très précoce *Borowsky*).

La mauvaise fécondation des fleurs ou l'avortement précoce des fruits amortirait donc la réduction du poids des mille grains qu'entraîne une floraison excessive.

En 1966 a été reprise l'étude des régressions du rendement sur ses composantes et des corrélations de celles-ci entre elles d'après 321 descendances provenant de 13 populations observées en 1965 (20 à 25 descendances par variété). Ces descendances ont été cultivées côte à côte au domaine de Lavalette. Chacune de celles-ci provenait d'un capitule pollinisé librement en 1965. On y a retenu 10 pieds normaux qui ont fourni des valeurs moyennes pour les composantes du rendement, et pour le rendement du capitule lui-même. Pour plus de commodité dans l'exécution des calculs, les données ont subi une transformation logarithmique.

Les coefficients de corrélation calculés en 1966 étaient tout à fait conformes à ceux obtenus en 1965 et ils ont amené les mêmes conclusions. Quant aux relations entre le rendement et ses composantes, elles ont été étudiées avec plus de précision que l'année antérieure (1965) puisque l'on a cherché à établir les régressions multiples pour chaque population, puis pour l'ensemble (1).

L'analyse « progressive » de la variation des rendements nous a fait connaître les coefficients de régression propre à chacune des variables après leurs introductions successives (Bartlett).

L'ordre d'introduction n'a pas été le même pour toutes les variétés. Il était basé sur la probabilité des régressions simples de façon à fournir la meilleure expression du rendement en fonction de ses composantes.

(1) La mise sur carte et les calculs sur machine « Bull », ont été menés à bonne fin en 1966 grâce à M. J. Arnoux, chef du Service de Biométrie du C. N. R. A. et M. G. de Fosseux, chef du Service d'Expérimentation à la Station centrale d'Amélioration des Plantes, que je remercie vivement pour leur bonne collaboration.

Le tableau 8 qui réunit les coefficients de régression ainsi calculés, avec indication de leur ordre d'introduction, nous montre que ces régressions multiples diffèrent de variété à variété. Une seule des treize variétés, *V. 88-83 T. P.* présente une régression multiple assez conforme à celle établie pour l'ensemble. Ce fait nous indique que, selon les populations, les caractères conditionnant principalement le rendement ne sont pas les mêmes. Il faut remarquer que cette observation est surtout valable pour le nombre des rangs dont l'ordre d'introduction est des plus variable et très différent de celui indiqué pour la régression de l'ensemble. Au contraire, le taux de fructification dans la plupart des populations est introduit en premier ou deuxième lieu, c'est un facteur général de bon rendement.

La participation des quatre composantes à l'expression du rendement en 1966, au domaine de Lavalette et pour l'ensemble des treize variétés se résume dans l'égalité suivante, où les termes successifs ont été classés par ordre d'introduction :

$$\log Rt = 1{,}0295.\ \log R + 0{,}9228.\ \log t + 0{,}9481.\ \log p + 0{,}8273\ \log f_R$$

L'expression du rendement sous la forme d'un produit de facteurs comme indiqué au début de notre étude (p. 425) serait à corriger par l'attribution à chacun des facteurs d'exposants plus ou moins voisins de 1.

Dans la collection des treize variétés, il n'est pas surprenant que R soit le principal facteur participant au rendement, car celui-ci est associé à la tardiveté des variétés dont le nombre des rangées de grains est un bon indice. Cette relation du rendement et du nombre des rangées par capitule se retrouve dans certaines populations, telles que *V. 88-83 T. P.* ou *Armavir P.* L'amélioration du rendement dans de telles populations pourrait s'acquérir par la sélection de plantes à rangées plus nombreuses et partant d'un cycle cultural plus long. Or ce qu'il importe d'obtenir c'est le rendement le plus élevé pour la durée de végétation que l'on s'est fixée.

Il semble qu'en 1966, au domaine de Lavalette et pour la plupart des variétés (sauf les 2 plus précoces, *Iénissei* et *Sofia*), une bonne fructification était un facteur de rendement plus important que l'abondance des fleurs.

Pour mieux connaître la valeur sélective des composantes du rendement il restait à établir leur héritabilité ainsi que la régression des rendements en 1966 sur les caractères des capitules mères de 1965.

HÉRITABILITÉ DES COMPOSANTES DU RENDEMENT

Pour exprimer l'héritabilité, diverses formules ont été proposées basées sur le rapport de la variance due aux facteurs génétiques (parfois séparés en facteurs additifs et facteurs dominants) à la variance totale ou à la variance non génétique. Ces indices répondent à un besoin d'analyse génétique à partir de croisements effectués entre un petit nombre de lignées homozygotes dont nous ne pouvions disposer en 1965.

C'est pourquoi nous avons préféré estimer l'héritabilité d'après la régression des caractères observés dans les descendances sur les caractères observés chez le pied-mère pollinisé librement l'année précédente. Du point de vue du sélectionneur cette méthode est bien suffisante si l'on veut se faire une idée de l'efficacité de la sélection pour un caractère donné (H. K. Hayes, F. R. Immer et D. C. Smith (4)).

Par ailleurs, J. D. SMITH et M. L., KIHMAN 1965 (12), rappellent la formule de KEMPTHORN qui relie le coefficient de régression à l'héritabilité au sens étroit du terme: $h^2 = b/2r_{xy}$, où r_{xy} est la probabilité pour qu'un gêne pris au hasard à un locus de X soit identique par transmission à un gêne pris au même locus chez le descendant Y. Ils montrent que, dans le cas d'une espèce diploïde entièrement allogame, en partant d'une population dont les individus ne seraient pas apparentés, la formule initiale se ramène à $h^2 = 2\,b$. Calculé de cette façon, h^2 est une surestimation de l'héritabilité. On se rapproche d'autant plus de l'exactitude que la dominance intervient peu dans l'expression du caractère envisagé.

A. LUCIANO et les auteurs précédents, (1965 (5)) ont utilisé la régression descendante F_3 sur plantes-mères F_4 et aussi F_2 sur plantes-mères F_3 pour étudier l'héritabilité de l'auto-incompatibilité chez le Tournesol. Ils ont montré que, selon les croisements de départ, l'héritabilité enregistrée dans les descendances n'était pas la même. Dans l'une des familles la portion additive était négligeable et une sélection pour accroître l'auto-incompatibilité avait peu de chance d'être efficace : l'héritabilité d'un caractère varie fortement d'une population à l'autre.

S. G. BONIN et B. P., GOPLEN (1966 (2)) ont basé également sur les coefficients de régression leurs études de l'héritabilité de 6 caractères composants du rendement en grain de *Phalaris arundinacea*. Ils ont montré comment choisir entre les composantes à sélectionner en tenant compte de leurs hauts degrés d'héritabilité et aussi de leur compatibilité révélée par les coefficients de corrélation.

Pour reconnaître l'héritabilité des composantes du rendement chez le Tournesol, on a choisi dans les 13 populations étudiées précédemment 25 capitules aussi différents que possible par leurs caractères. On en a obtenu plus de 300 descendances cultivées côte à côte au domaine de Lavalette en 1966. Les descendances distribuées au hasard étaient cependant groupées par variété. Dans chaque descendance, 10 pieds norma-

TABLEAU 9

Régressions des composantes en 1966 sur les mêmes composantes en 1965 (héritabilité)

Variétés	R	*f*R	*t*	*p*
Ienissei	0,199 7*	0,006 5*	— 0,095 9	0,000 6
Sofia	0,094 5	— 0,107 6	0,105 8	0,487 9**
V. 88.83. T.P.	0,363 4*	0,095 7	0,2871*	0,475 5**
V. 88.83. P.	0,066 7	0,108 7*	0,035 3	0,194 5*
Armavir T.P.	0,175 8*	0,295 6*	0,069 4	0,105 3
Armavir P.	0,415 1*	0,112 7*	— 0,027 1	0,127 9
G. F. T. P.	— 0,058 1	— 0,014 5	0,080 3	— 0,051 4
Nain noir N	0,173 3	— 0,093 4	— 0,072 0	0,056 1
Nain noir T.	— 0,024 2	— 0,065 1	— 0,000 1	— 0,327 2*
Peredovik	0,410 6*	0,236 4*	0,601 2	0,301 8*
G. F. N.	0,107 5*	0,284 1*	— 0,195 1	0,181 6
G. F. T.	0,007 3	— 0,106 1	— 0,495 9	0,383 9*
Stepniak	0,119 3	0,073 1	— 0,068 5	0,205 4*
Ensemble	0,166 8**	0,097 4**	0,000 9 N.S.	0,202 8**

lement environnés ont fourni des valeurs moyennes des composantes dont on a calculé les régressions sur les valeurs observées à la génération antérieure.

On voit (tabl. 9) que les composantes du rendement ont des héritabilités très différentes selon les populations. Les effectifs des populations étant faibles, peu de régressions significatives ont été enregistrées, mais quelques tendances générales se dégagent cependant.

Le taux de fructification a une héritabilité nulle (exception faite pour la population *V. 88-83 T. P.*). Les autres composantes ont assez souvent une bonne héritabilité. La grosseur des graines *p*, notamment, dont on avait cependant remarqué une fluctuation plus grande (tabl. 1 et tabl. 4) que celles de R et f_R.

RÉGRESSION DU RENDEMENT DES DESCENDANTS SUR LES CARACTÈRES DU PIED-MÈRE

Ces régressions répondent à une préoccupation pratique et sont appelées à orienter le choix des pieds-mères pollinisés librement en sélection massale.

Les coefficients obtenus dans chaque population ne sont généralement pas significatifs mais pour un caractère donné leurs signes sont fréquemment de même sens dans toutes les populations. Le tabl. 10 nous montre quelles étaient les régressions commune à l'ensemble des variétés.

TABLEAU 10

Régressions simples communes à treize variétés des rendements en 1966 (logarithmes) *sur les composantes en 1965* (logarithmes), *et sur le rendement de 1965*

		R	f_R	*t*	*p*	D	Rt 1965
Régressions intravariétales	*b* ..	0,106 6	0,210 9	— 0,044 8	0,017 3	0,256 1	0,072 6
	t ..	1,7	3,4			2,9	
Régressions intervariétales	*b* ..	1,093 3	0,983 3	1,113 0	— 0,374 1	1,411 7	0,552 8
	t ..	5,5	3,9	3,1	0,2	5,2	8,1

Ces régressions ont été séparées en deux parts.

La régression intravariétale nous indique quelles sont en moyenne les régressions entre individus d'une même population. On voit très clairement que le rendement d'une descendance venue de pollinisation libre dépend principalement du nombre de fleurs par rangée (ou peut-être du nombre de fleurs par capitule) et accessoirement du diamètre du capitule. Le calcul des régressions multiples a montré finalement que la meilleure prévision du rendement de la descendance devait se fonder sur f_R avec un

coefficient de régression de $b = 0{,}210\,9$. Les coefficients pour les autres caractères se réduisent alors à peu de choses après ajustement sur la régression indiquée.

Il se confirme que la sélection des capitules les plus productifs (rendement de 1965) n'entraîne généralement pas de progrès, de même que la recherche de grosses graines.

Le choix de capitules bien garnis, sans apparence de stérilité, pourrait amener une légère réduction de rendement à la génération suivante. Un bon taux de fructification présuppose en effet des fleurs peu nombreuses, si l'on se réfère à l'étude des corrélations.

En définitive le rendement d'une descendance paraît lié au degré d'hétérosis du géniteur dont les meilleurs indices sont une floraison abondante et un grand diamètre de capitule.

Est-ce-à-dire que la grosseur des grains, p, ne présente aucun intérêt ? En sélection massale avec pollinisation libre, il est certain que « gros grain » signifie « fleurs peu nombreuses », hétérosis insuffisante et rendement stationnaire. Mais en sélection pedigree de lignées autofécondées où, peu à peu, l'hétérosis est éliminée, la présence de petits fruits n'est plus, aussi sûrement, l'indice d'une floraison très abondante. Il faut noter en outre qu'une telle floraison ne serait pas à rechercher dans les lignées inbred, car on sait que l'hybridation aura pour principal effet de restituer une floraison abondante, parfois même à l'excès, avec réduction du taux de fructification t.

TABLEAU II

Rendements moyens des descendances en 1966 pour différents choix de pieds-mères effectués en 1965
(Rendement p. 100 du rendement de toutes les descendances)

Variétés	Bases des sélections en 1965				
	P	D	$\frac{P}{D^2}$	f_R	$f_R \times R$
Ienissei	95,1	106,0	107,3	102,3	105,8
Sofia	104,2	103,4	101,2	102,3	98,0
88-83. T.P.	104,4	103,8	108,4	105,7	105,7
88-83 P.	111,8	102,5	100,5	105,5	105,6
Armavir T.P.	114,9	114,4	102,2	112,0	112,3
Armavir P.	102,4	96,8	97,0	104,4	97,2
G. F. T. P.	97,9	102,0	97,7	95,4	96,7
G. F. P.	103,7	103,2	101,9	103,6	99,5
Nain noir N	99,2	100,8	96,9	105,2	102,6
Nain noir T	104,0	103,7	101,2	102,6	105,1
Pěrědovik	100,3	96,3	104,6	103,7	97,8
G. F. N.	95,1	101,5	104,4	110,6	107,0
G. F. T.	114,7	104,4	105,7	101,0	100,6
Stepniak	99,6	105,4	97,7	102,5	103,3
Résultats moyens, M. ...	103,4	103,2	101,9	104,1	102,7
Écart-type, σ_M	1,727	1,147	1,013	1,067	1,219
$\frac{M - 100}{\sigma M} = t$	1,969	2,790*	1,876	3,843**	2,215*

Les régressions intervariétales (ligne inférieure du tableau 11) concernent des populations et non plus des individus. Elles pourraient nous renseigner plus ou moins sur quelques tendances générales de l'espèce cultivée d'*Helianthus annus* (du moins telles qu'elles ressortent de cette collection restreinte à 13 variétés).

Le classement des variétés d'après leurs rendements est, en 1966, conforme à celui de 1965. Les relations entre caractères de 1965 et rendements de 1966, se ramènent alors aux relations du rendement avec ses composantes, de variété à variété.

Nous voyons que les variétés les plus productives (qui sont aussi les plus tardives), ont les capitules de plus gros diamètres, à floraisons très abondantes (R et f_R) sans que pour autant le taux de fructification en soit affecté.

Toutes ces conclusions sont logiques. Le seul fait intéressant est que la grosseur des grains est indépendante de la précocité et de la productivité d'une variété par rapport à une autre (dans notre collection, ce seraient même plutôt les variétés précoces à rendements modestes qui auraient les plus gros grains). Cette régression négative n'étant pas significative on peut espérer accroître avec profit la grosseur des fruits de certaines variétés. La sélection pour ce caractère ne risquerait pas de déplacer la variété dans l'échelle des précocités, comme le ferait une sélection portant sur R, f_R ou D.

COMPARAISON DE QUELQUES CHOIX POSSIBLES EN SÉLECTION MASSALE ET POLLINISATION LIBRE

Pour mesurer les progrès à attendre d'une sélection fondée sur les conclusions précédentes, on a comparé en 1966 dans chaque variété le rendement de l'ensemble des descendances au rendement fourni par un tiers des descendances choisies.

On a essayé de baser le choix sur de nombreux indices des pieds-mères faisant intervenir : le rendement en grains du capitule-mère, la grosseur des fruits, le diamètre du capitule, le nombre de fleurs et de rangées. Tous ces indices se sont révélés très décevants. Comme le laissait prévoir l'étude des régressions multiples, le nombre de fleurs par rangée est le meilleur indice de rendement de la descendance. L'introduction d'autres caractères n'améliore pas le choix.

Au tableau 11 sont indiquées les valeurs, en 1966, des descendances de pieds choisis en 1965 d'après leur rendement en grain (P), d'après le diamètre du capitule (D), d'après l'indice (P/D^2), d'après le nombre de fleurs par rangée (f_R) ou d'après le nombre de fleurs par capitule ($f_R \times R$).

Il convient de bien préciser ce qu'étaient les populations parentales en 1965.

Cette année-là, les différentes variétés étaient cultivées en assez grandes populations isolées. Dans celles-ci plusieurs centaines de pieds avaient été retenus à la récolte pour être analysés au laboratoire afin de poursuivre l'amélioration variétale en cours. C'est parmi ces capitules qu'a été effectué un deuxième choix de 20 à 25 capitules *aussi différents que possible* par leurs composantes du rendement. Chaque variété a donc fourni 20 à 25 descendances en 1966. Les rendements indiqués au tableau 11 sont ceux de descendances choisies rapportés au rendement moyen de 20 à 25 descendances. Ces choix qui ont porté sur un tiers des descendances, ont été faits *a posteriori* d'après les caractéristiques des pieds-mères.

Dans la pratique, la sélection porterait sur des populations de plusieurs centaines d'individus. Un choix plus sévère que celui qui a été fait, ne retenant que 10 p. 100 des plantes disponibles, par exemple, au lieu de 33 p. 100 entraînerait alors des améliorations de rendement plus sensibles que celles indiquées au tableau 11 qui nous montre un progrès moyen de 4 p. 100. Néanmoins ce progrès, enregistré pour la sélection de capitules à nombreuses fleurs par rangée, est hautement significatif.

Il n'est d'ailleurs pas négligeable, si on le compare au progrès moyen de la sélection massale pour la teneur en huile dont l'efficacité ne fait aucun doute, et que nous estimons à 1 point d'huile par an, soit 2 p. 100.

Le tableau 11 nous montre que le nombre total de fleurs par capitule, caractère peu commode à évaluer avec précision, ne présente aucun avantage sur le simple nombre de fleurs par rayon.

On voit qu'une sélection d'après le diamètre des capitules (D) ne serait pas dépourvue d'efficacité, ni peut-être celle basée sur le rendement des capitules (P).

L'indice D/P^2, avait été introduit pour rendre compte du rendement relativement à la vigueur. Ce rapport, pourrait présenter un certain intérêt en sélection pedigree de lignées autofécondées, car il traduit une certaine aptitude au rendement en l'absence d'hétérosis. D'ailleurs la recherche de gros grains risquerait d'aboutir à des grains arrondis peu serrés. L'utilisation de P/D^2 nous conduirait à des grains longs et des capitules plus compacts. Enfin le rendement rapporté au diamètre du capitule, est aussi un rendement relatif à la durée du cycle végétatif, qui permet une plus juste comparaison des lignées entre elles.

CONCLUSIONS

Au cours d'essais culturaux de Tournesol (fumure, peuplement et irrigations) nous avons pu observer que pendant deux années consécutives, les fluctuations des composantes du rendement supérieures à celles enregistrées pour la teneur en huile (4 à 12 p. 100 de C. V.) étaient cependant très inférieures aux fluctuations du rendement.

Dès lors, il apparaissait qu'une sélection rationnelle basée sur certaines de ses composantes pourrait se révéler presque aussi efficace que la sélection pour la richesse en huile.

Notre connaissance de la variation, de l'héritabilité et des relations des composantes du rendement entre elles et avec ce dernier se résume comme ci-après :

— *Le rendement* sous la forme logarithmique peu s'écrire comme une somme de ses composantes :

$$\log Rt = 1{,}03 \log R + 0{,}92 \log t + 0{,}95 \log p + 0{,}83 \log f_R$$

(en 1966 à Montpellier)

Les coefficients qui accompagnent chaque terme sont voisins de 1, ce qui indique une participation presque égale de toutes les composantes à la réalisation du rendement.

Toutefois les régressions sur le nombre des rangées de grains R, puis sur le taux de fructification t ont été introduites en premier, en raison de leurs probabilités plus grandes.

Ces deux caractères sont aussi ceux qui manifestent la moindre fluctuations sous l'effet de facteurs de nutrition, tels que l'eau, la fumure azotée et le peuplement. Il reste à vérifier leurs fluctuations avec les facteurs climatiques (température, photopériodisme, etc.).

L'indépendance de *t* vis-à-vis des facteurs de nutrition cités plus haut nous laisse penser que ce caractère reflète surtout un déséquilibre entre l'abondance des fleurs et une vigueur insuffisante de la plante, même en milieu très favorable. Contrairement à ce qui a été parfois avancé, un taux de fructification élevé ne mérite pas d'être retenu par le sélectionneur, l'héritabilité de ce caractère étant nulle.

— *La grosseur des grains* est la composante dotée généralement de la plus forte héritabilité. Sa sélection en pollinisation libre n'entraîne pas d'amélioration du rendement, car elle s'accompagne d'une réduction du nombre des fleurs par capitule. Mais l'obtention de gros fruits serait très facile et mériterait d'être poursuivie en sélection de lignées autofécondées destinées à l'hybridation. Il conviendrait toutefois d'éviter dans cette sélection l'écueil de grains trop peu serrés et c'est pourquoi il faudrait retenir de préférence les grains longs et plats, indice d'une grosseur convenable associée à une floraison et une fructification abondantes.

— *Le nombre de fleurs par capitule*, que l'on a décomposé en nombre de rangées R et nombre de fleurs par rangées, f_R, participe largement au rendement et reflète bien l'hétérosis dont bénéficie l'individu.

En sélection massale et pollinisation libre, les groupements géniques éminemment favorables ne sont pas entièrement dispersés à la génération suivante. Aussi, le choix de géniteurs à floraison abondante ferait évoluer les populations dans le sens d'un accroissement de rendement. Il faut remarquer, toutefois, que le diamètre du capitule serait un indice d'hétérosis aussi bon que le nombre total de fleurs, caractère laborieux à déterminer avec précision. Le meilleur indice reste finalement le nombre des fleurs comptées sur un grand arc R parvenant jusqu'au centre du capitule.

La sélection du nombre de rangées par capitule, caractère de bonne héritabilité (voir tableau 9) pourrait amener une amélioration du rendement mais celle-ci s'accompagnerait probablement d'un allongement du cycle végétatif, sans progrès réel.

En définitive nous pensons que l'amélioration rationnelle du rendement du Tournesol devrait comprendre plusieurs étapes :

1. sélection massale des populations de départ par l'accumulation des facteurs génétiques de rendement, en choisissant des capitules ayant le plus grand nombre de fleurs par rangée, et une teneur en huile élevée (on sait qu'il n'y a pas d'opposition entre rendement en grain et richesse en huile) ;

2. sélection de lignées homozygotes en choisissant des individus à grains plus gros que la moyenne et allongés ;

3. enfin interviendraient plus ou moins tardivement des épreuves d'aptitude à la combinaison dans le but de produire des variétés synthétiques ou même des hybrides dès qu'il sera possible de disposer de plantes mâle-stériles.

Reçu pour publication en août 1968.

SUMMARY

RESEARCH ON THE STRUCTURE OF SEED YIELD IN SUNFLOWER (« HELIANTHUS ANNUUS » L.) : VARIATIONS, CORRELATIONS AND HERITABILITY

To learn more about the seed yield structure in sunflower and to permit rational improvement of this, a study was made over a two-year period of variations in the factors affecting yield and certain environmental factors, in the course of six tests.

Simple regressions of yield on its constituents were not significantly different for variable conditions of growth.

For a given series of 12 varieties, the regressions differ significantly from the normal regression.

The correlations between constituents are generally of the same type in all the varieties. They indicate that an increase in the number of flowers per capitulum is accompanied by a reduction in the rate of fructification and the weight of 1 000 seeds. The relationship between these two factors is tenuous and negative.

The constituents' heritabilities have been studied from the regressions of the daughter plants, average characteristics in relation to the characteristics of the mother-plant. The constituents possess different heritabilities depending on the variety, but on the whole the rate of fructification cannot be transmitted, whereas the size of the seeds would be the most likely characteristic to be inherited.

The study of 12 F_1 hybrids has also shown that the size of the seeds, as well as the number of rows, generally benefited from a reduced heterosis. The fructification rate among hybrids is very similar to that of its parents. On the other hand, the number of flowers per capitulum compared with that of the parent plant is 143 p. 100.

Regressions in the yield of the descent in relation to the characteristics of freely pollinated mother-plants show that when mass selection is practised the number of flowers per row is the best indication of yield in the descent, which inherit a share of heterosis from the mother-plant. Selecting flower-heads which are well-filled right into the centre or which have large seeds does not lead to any increase in yield. But in the case of geneological selection using self-fertilization, we consider it would be advantageous to employ strains with large fruits.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOGULAWSKI E., SCHUSTER W. 1955. Recherches de plusieurs années sur les phénomènes d'Inzucht et d'Hétérosis chez le Tournesol. *Z. Pflanzenzücht.* **35**, 1 p. 1 à 26 (traduction CHERY).

BONIN S. G., GOPLEN B. P., 1966. Heritability of seed yield components and some visually evaluates characters in reed canarygrass. *Canad. J. Sci.*, **46**, p. 5 à 57.

HATFIELD A., BENOIT G. R., RAGLAND J. L., 1965. The growth and yield of corn IV. Environmental effects on grain yield components of mature ears. *Agron. J.*, **57**, nº 3 p. 293.

HAYES H. K., IMMER F. R., SMITH D. C., 1955. *Methods of plant breeding*. McGraw-Hill Book Cº N. Y.

LUCIANO A., KINMAN M. L., SMITH J. D. Heritability of self incompatibility in the Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Crop Sci.*, **5**, nº 6, p. 529-532.

MATHER K., 1951. *Statistical analysis in biology*. Methuen and Cº LTC Londres.

MOROZOV V. K., 1947. La sélection du Tournesol en U. R. S. S. (traduction de l'I. R. H. O.).

PUTT E., 1966. Heterosis combining ability, and predicted synthetics from diallel cross in Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Canad. J., Plant Sci.*, **46**, nº .

ROSS A., M., 1939. Some morphological characters of *Helianthus annuus* L. and their relashionship to the yield of seed and oil. *Sci. Agric.*, **19**, 372-379.

SCHIEBE A., 1938. Zuechtungs problème, bei Somenblumen Der *Zuchter* **10**, J. **5**, 126-136.

SEMIKHNENKO P. G., KAMENNOBRODSKAJA V. S., 1962. Procédé augmentant la qualité de la récolte des semences de Tournesol. *Agrobiologija*, nº 4, (1 36), 525-53 , (traduction I. N. R. A.).

SMITH J. D., KINMAN M. L., 1965. The use of parent offspring regression as an estimation of heritability. *Crop Sci.*, **5**, *nº* **6**, p. 595.

UNRAU J., WHITE W. J., 1944. The yield and other characters of inbred lines and sigle crosses of Sunflower. *Sci. Agric.*, **24**.

UNRAU F., 1947. Heterosis in relation Sunflower breeding. *Sci. Agric.*, **27**, 414-427.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (4), 447-454.

NOTE TECHNIQUE

BOUTURAGE HERBACÉ CHEZ *PYRUS COMMUNIS* (VARIÉTÉ *WILLIAMS*) APRÈS TRAITEMENT A L'ACIDE INDOLE-BUTYRIQUE. ÉTUDE COMPARATIVE DE DEUX VOIES DE PÉNÉTRATION DE L'HORMONE

L. HERMANN

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, de Viticulture et d'Œnologie, 49 - Angers
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

A la suite d'une série d'essais sur le bouturage de cette variété (B. THIBAULT et L. HERMANN, 1966), nous avons voulu préciser l'influence sur la rhizogénèse de la voie de pénétration de l'hormone soit par l'épiderme seul, soit par la seule section basale de la bouture.

Les résultats n'ont montré aucune différence significative quant au nombre de boutures racinées. Par contre, et plus particulièrement pour les applications par poudrage, le nombre de racines par bouture est plus élevé après l'application de l'hormone sur l'épiderme.

INTRODUCTION

L'interprétation des différents critères d'observation des effets hormonaux sur la rhizogénèse des boutures herbacées de *Williams*, et notamment du type et de la qualité de l'enracinement, a mis en évidence une différence importante de la localisation des racines, suivant que les boutures avaient été traitées par poudrage ou par trempage. Sur les boutures traitées par poudrage, des racines nombreuses et fines sont émises au niveau de l'épiderme sur une portion de trois à quatre centimètres, ce qui correspond à peu près à la longueur de bouture traitée. Par contre, lorsque le traitement est appliqué par trempage, les racines n'apparaissent qu'à la base de la bouture sur la coupe même à travers le cal de cicatrisation. Ces racines sont en nombre

inférieur mais beaucoup plus grosses que celles qui apparaissent sur les boutures traitées par poudrage.

Cette différence dans la localisation des racines est certainement en rapport avec la pénétration de l'hormone dans la bouture, pénétration qui peut s'opérer par l'épiderme, par la section basale, ou simultanément par ces deux voies. La quantité d'hormone absorbée par l'une ou l'autre méthode, son adhérence, sa résistance au lessivage par le mist, sont autant de facteurs qui ont pu influencer le type d'enracinement.

Toutes ces remarques résultent de l'observation et de l'interprétation des résultats d'essais dont le but était la mise au point d'une méthode de multiplication végétative du Poirier. Elles nous ont conduit en 1967, à la mise en place d'un essai complémentaire dont l'objectif était de contrôler la qualité de l'enracinement et son type de localisation sur la bouture suivant :

— la zone d'application (section — épiderme — section + épiderme) ;

— la méthode d'application (poudrage — trempage), et éventuellement de vérifier s'il existait une interaction des deux traitements.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

a) *Matériel végétal*

Cet essai a été mis en place avec la variété *Williams*, qui a été retenue pour diverses raisons :

— la présence de nombreux arbres adultes de cette variété, qui facilite le choix du matériel végétal ;

— la très bonne aptitude de la variété à l'enracinement (85 à 95 p. 100 de boutures racinées), ce qui diminue les risques d'erreur d'interprétation ;

— la possibilité d'établir des comparaisons avec les essais antérieurs qui ont tous été conduits avec cette variété ;

Les boutures de tête avec conservation de l'œil terminal, de 12 cm de longueur environ, pourvues de 3 à 4 feuilles en parfait état, ont été prélevées le 13 juin 1967 soit, 65 jours après la pleine floraison, et mises en place en serre dans un mélange « tourbe-sable » dont la proportion est de 75 p. 100 + 25 p. 100. La technique de bouturage (température, hygrométrie, aération, traitement anticryptogamique, etc.) appliquée est celle que nous avons utilisée dans nos précédents essais et qui a été decrite dans une publication antérieure (B. THIBAULT et L. HERMANN, 1966).

b) *Description de l'essai*

Le dispositif expérimental, de type factoriel, est disposé suivant la méthode des blocs de Fischer ce qui permet de tester l'action spécifique des deux facteurs de variation : zone et mode d'application de l'hormone, mais aussi leur interaction possible sur l'enracinement des boutures.

La mise en place d'un essai sous serre, sur une surface réduite, dans un substrat artificiel, disposé en caissettes, a l'avantage de supprimer la variation aléatoire due à l'hétérogénéité du sol. Par contre lorsque la serre n'est ni ventilée ni éclairée, ce qui est le cas, il s'établit deux gradients perpendiculaires de température et de luminosite qui se traduisent par l'introduction dans l'interprétation des résultats de variations étrangères aux traitements et qui ne peuvent être contrôlées d'une façon satisfaisante par la répartition au hasard des traitements. La répartition à partir d'un carré latin dont les rangs ou les colonnes sont redistribuées sur le terrain en « blocs » a l'avantage d'assurer un meilleur contrôle de ces deux gradients d'hétérogénéité perpendiculaires. Ce dispositif peut être qualifié de « carré latin déroulé ».

Il a été finalement retenu pour la distribution des traitements de cet essai qui comportait six répétitions. Chaque parcelle élémentaire était représentée par 20 boutures disposées dans une caissette.

c) *Traitements*

Concentrations et applications de l'acide indole butyrique (A.I.B.).

Sur la section	5 000 p.p.m. par trempage de 5 secondes. 10 000 p.p.m. par poudrage.
Sur l'épiderme	5 000 p.p.m. par trempage de 5 secondes. 10 000 p.p.m. par poudrage.
Section + épiderme	5 000 p.p.m. par trempage de 5 secondes. 10 000 p.p.m. par poudrage.

Les concentrations d'hormone retenues pour chacun des modes d'application (trempage ou poudrage) avaient donné les meilleurs résultats dans nos essais précédents. En ce qui concerne leur application sur la bouture, nous avons procédé de la façon suivante.

1. *Application sur la section seulement.*

— Par trempage : la base des boutures est posée sur un tissu « spontex » imbibé de solution d'hormone. L'opération est répétée une seconde fois après absorption du premier traitement.

— Par poudrage : il suffit de poser la base de la bouture légèrement humide sur une pellicule de poudre talc à 10 000 p.p.m. d'A.I.B. disposée au fond d'une boîte de Pétri en faisant attention à ce que la poudre ne déborde pas sur l'épiderme.

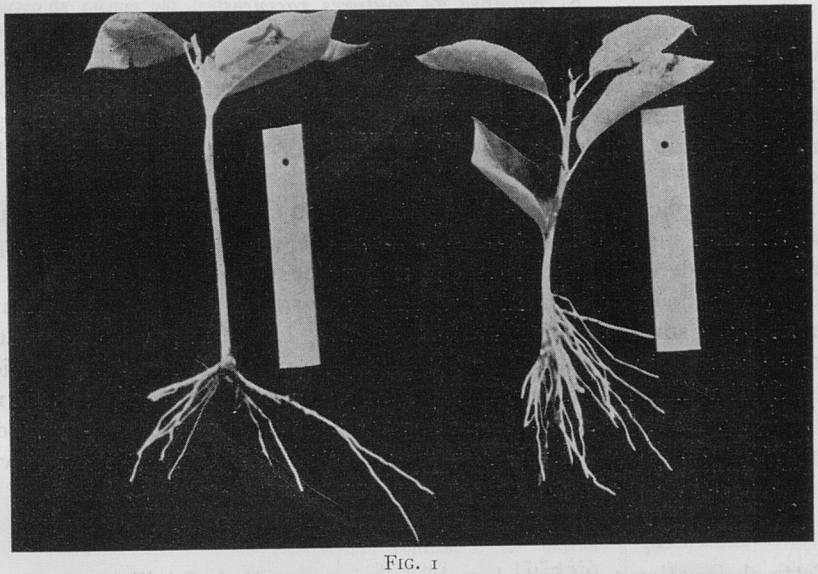


FIG. 1

A gauche, racines sur cal de cicatrisation à la base de la bouture : se retrouve avec les trois traitements « trempage » et le traitement « poudrage de la section ».

A droite, racines disposées sur l'épiderme de la bouture : se retrouve avec les deux traitements par poudrage « section + épiderme » et « épiderme ».

2. *Application sur l'épiderme seulement.*

Les blessures provoquées par la section basale de la bouture et du pédoncule de la feuille qui se trouvait au-dessus, sont isolées par une application de paraffine. Par la suite les boutures sont traitées normalement par trempage de la base sur une portion de trois à quatre centimètres dans une solution aqueuse ou dans la poudre.

3. *Section + épiderme.*

Même opération que pour le traitement ci-dessus, mais sans application de paraffine sur les blessures dues à la préparation de la bouture.

RÉSULTATS

Les observations ont été effectuées 26 jours après la mise en place de l'essai sur :

le nombre de boutures racinées,
le nombre de racines par bouture,
le poids sec de racines par parcelle élémentaire.

Les boutures non racinées sont remises en place ce qui permet d'effectuer un second contrôle du nombre de boutures racinées 8 jours plus tard.

L'interprétation des résultats a porté sur les mêmes critères après transformation logarithmique des données et vérification de l'homogénéité des variances-traitement par l'application du test de BARTLETT (tabl. 1 et 2).

a) *Nombre de boutures racinées*

Vingt-six jours après la mise en place de l'essai, seul le mode d'application de l'hormone sur la bouture (trempage — poudrage) a affecté le nombre de boutures racinées. Les traitements appliqués par poudrage ont donné des résultats significativement supérieurs aux trempages ce qui ne fait que confirmer les résultats d'essais précédents.

Le fait d'appliquer l'hormone sur la section ou sur l'épiderme n'a pas eu d'action significative sur le pourcentage de boutures racinées, pas plus, d'ailleurs, que sur l'interaction mode d'application-zone d'application.

Trente-cinq jours après la mise en place de l'essai, on ne relève plus aucun effet des traitements sur l'enracinement des boutures. L'application de l'hormone par poudrage n'aura donc eu pour effet que d'activer la néoformation et l'apparition des racines. Cette avance de la rhizogénèse n'est pas négligeable car elle permet de mettre beaucoup plus tôt les boutures en acclimatation, et réduit la durée du mist qui est une opération qui épuise énormément les boutures et retarde leur départ en végétation.

b) *Nombre moyen de racines par bouture racinée*

Cette observation a été faite lors du premier contrôle le 8 juillet 1967. Indépendamment l'une de l'autre, les deux causes de variation (mode et zone d'application de l'hormone) ont affecté le nombre de racines par bouture.

Les meilleurs résultats ont été obtenus avec les traitements « poudrage » pour le mode d'application, et « épiderme » pour la zone d'application (tabl. 1).

c) *Poids sec moyen par bouture racinée en mg*

L'interprétation statistique de ces résultats, n'a pu être faite, en raison de l'hétérogénéité des variances-traitements. Cependant le poids sec moyen de racines par bouture racinée est toujours plus élevé lorsque l'hormone a été appliquée par poudrage, et ceci quelle que soit la zone d'application.

TABLEAU 1

Résultats des premier et deuxième contrôles

Zone d'application	Section		Épiderme		Section + Épiderme	
Mode d'application	5 000 T	10 000 P	5 000 T	10 000 P	5 000 T	10 000 P
Nb de bout. racinées par parcelle au 1er contrôle le 8-7-1967....	11,5	13,0	10,7	14,2	12,3	15,2
% de bout. racinées par parcelle au 1er contrôle le 8-7-1967....	57,5	65,0	53,3	70,8	61,7	75,8
Nb de bout. racinées par parcelle au 2e contrôle le 17-7-1967 ...	14,0	15,0	12,7	15,3	15,0	17,2
% du bout. racinées par parcelle au 2e contrôle le 17-71967 ..	70,0	75,0	63,3	76,7	75,0	85,8
Nb moyen de racines par bout. au 1er contrôle le 8-7-1967 ...	7,4	10,5	7,2	16,8	9,8	21,0
Poids sec en mg de racines par bout. au 1er contrôle le 8-7-67 .	21,4	26,4	22,9	33,6	23,9	33,5
Poids sec moyen en mg d'une racine au 1er contrôle le 8-7-1967.	2,90	2,51	3,20	2,00	2,43	1,59

Nota : T = Trempage. P = Poudrage.

TABLEAU 2

Résultats de l'analyse des variances

Origine de la variation	Nombre de boutures racinées		Nombre moyen de racines par bouture racinée
	1er contrôle 8-7-1967	2e contrôle 17-7-1967	
Blocs	NS	NS	NS
Mode d'application AIB....	S	NS	HS
Zone d'application AIB....	NS	NS	HS
Interaction.....	NS	NS	NS

Nota : NS = Différence non significative.
S = Différence significative.
HS = Différence hautement significative.
L'interprétation statistique du poids sec de racines par bouture n'a pu être faite en raison de l'homogénéité des variances-traitements.

La zone d'application de l'hormone, ne semble pas avoir une très grosse influence sur le poids sec moyen de racines par bouture racinée. Les différences sont si faibles qu'il est impossible de leur attribuer une signification sans test statistique. Remarquons simplement que, quelle que soit la méthode d'application de l'hormone, le poids sec de racines le plus faible est toujours obtenu avec l'application de l'hormone sur la section (tabl. 3).

TABLEAU 3

Poids sec moyen par bouture racinée en mg

Zone d'application	Mode d'application	
	Poudrage AIB-10 000	Trempage AIB-5 000
Section + épiderme	33,5	23,9
Épiderme	33,6	22,9
Section	26,4	21,4

d) *Poids sec moyen d'une racine en mg*

Les traitements n'ont pas d'action directe sur le poids moyen de la racine. Ce dernier est en relation inverse avec le nombre de racines par bouture : plus celui-ci est élevé, plus le poids de la racine sera faible. Cette observation a déjà pu être relevée dans plusieurs de nos essais (tabl. 4).

TABLEAU 4

Poids sec moyen d'une racine en mg

Zone d'application	Mode d'application	
	Poudrage AIB-10 000	Trempage AIB-5 000
Section + épiderme	1,59	2,43
Épiderme	2,00	3,20
Section	2,51	2,90

e) *Localisation des racines sur la bouture*

La localisation des racines a fait l'objet d'une observation qualitative en classant les boutures selon leur type d'enracinement.

Avec l'application d'hormone par trempage (AIB 5 000 p.p.m.), les racines se localisent toujours à la base de la bouture sur un cal [1] de cicatrisation, quelle que soit la zone d'application.

[1] Cette localisation n'implique pas une origine histologique des racines à partir de ce tissu dédifférencié qu'est le cal. Nous voulons ici simplement traduire la différence qui existe entre un enracinement basal avec localisation des racines sur le cal de cicatrisation, et un enracinement basal avec apparition des racines sur l'épiderme juste au-dessus du cal.

Par poudrage, les traitements « zone d'application » semblent agir séparément et en interaction (tabl. 5).

Après traitement de la section, on obtient des racines exclusivement sur la partie basale de la bouture. Le traitement sur épiderme seulement provoque l'apparition de racines en majorité sur la base de la bouture mais aussi sur une petite partie de l'épiderme. La combinaison des deux traitements (coupe + épiderme) induit la plus grande partie des racines sur une portion importante de l'épiderme (voir fig. 1).

TABLEAU 5

Localisation des racines sur la bouture

Traitements	Observations
1. *Trempage*	
Section + épiderme....	Racines localisées à la base sur cal de cicatrisation.
Section	Racines localisées à la base sur cal de cicatrisation.
Épiderme	Racines localisées à la base sur cal de cicatrisation
2. *Poudrage*	
Section + épiderme....	Racines nombreuses disposées assez haut sur la bouture selon des génératrices longitudinales en nombre variable (2 à 3).
Section	Racines à la base seulement.
Épiderme	Disposition à la base de la majorité des racines, quelques-unes d'entre elles étant disposées sur l'épiderme.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La diffusion de l'hormone dans les tissus de la tige s'opère aussi bien par l'épiderme que par la section basale. Ceci est vérifié par le fait que le pourcentage de boutures racinées est identique, quelle que soit la voie de pénétration de l'hormone.

Cependant les résultats obtenus dans cet essai lorsque le traitement est appliqué par poudrage, démontrent que la voie de pénétration de l'hormone a une importance considérable sur le type d'enracinement et sur le nombre de racines émises par bouture racinée. Par contre, lorsque les boutures sont traitées par trempage, le type d'enracinement et le nombre de racines par bouture racinée sont les mêmes quelle que soit la voie d'absorption.

Cette différence d'enracinement constatée suivant le mode et la zone d'application de l'hormone peut être imputée, soit à une quantité insuffisante d'hormone déposée sur la bouture par trempage, soit à un lessivage rapide de cette même hormone par l'eau ; car il est difficile d'admettre une capacité d'absorption différente de l'hormone suivant qu'elle a été appliquée par poudrage ou par trempage.

En conclusion pratique, lorsque l'on retient le trempage comme mode d'appli-

cation de l'hormone, la longueur de bouture trempée dans la solution importe peu. Au contraire, si l'on opère par poudrage, il est intéressant de poudrer la base de la bouture sur au moins trois centimètres.

Reçu pour publication en septembre 1968.

SUMMARY

ROOTING OF BARTLETT'S SOFWOOD CUTTINGS.
COMPARATIVE EFFECTS OF TWO WAYS OF AUXIN ABSORPTION

Two ways of auxin (IBA) absorption at the basis of sofwood cuttings were compared :
— only through the cut surface ;
— only through epidermis on a length of 3 cm at the basis of the cutting.

In this factorial experiment auxin was applied by powdering (10 000 p.p.m.) or quick dipping (5 000 p.p.m.).

The comparative effects of powdering or dipping agree with former results. Total number of rooted cuttings is the same, but after powdering, cuttings root earliest and the number of rooted cuttings id significantly higher 26 days after the beginning of the experiment. After powedering roots are numerous, slender and located on epidermis. After dipping they are not so numerous, thick and located at the cutting basis, on the callus.

After dipping, no significant difference was observed between the two ways of auxin absorption.

On the contrary, after powdering, roots are mostly located at the basis of the cutting in the case of absorption of auxin by cut surface only. In the case of absorption by epidermis, roots are located at the basis, but also on the epidermis. Futhermore, if the percentage of rooted cuttings is the same, the number of roots per cutting is higher.

RÉFÉRENCE BIBLIOGRAPHIQUE

THIBAULT B., HERMANN L., 1966. Essais de bouturage herbacé de la variété *Williams* (*Pyrus communis* L.). *Ann. Amélior. Plantes,* **16** (3), 273-298.

Ann. Amélior. Plantes, 1968, **18** (4), 455-460.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1968

H. Bannerot, Roselyne Richter. — Étude de la descendance de deux croisements de Haricot pour leur résistance à différentes races physiologiques d'Anthracnose 171

A. Berbigier. — Derniers résultats de l'étude d'un croisement diallèle chez l'Orge 139

J. Berthaut. — L'emploi du protoxyde d'azote dans la création de variétés autotétraploïdes chez le trèfle violet (*Trifolium pratense* L.) 381

J. Cohat, M. Le Nard. — Influence des températures de conservation des cormus de Glaïeul sur la précocité de floraison et le grossissement du nouveau cormus 287

J. Couranjou. — Effets comparés du C. C. C. et du B 995 sur la croissance des pousses et l'induction florale d'arbres adultes de prunier domestique (var. *Utility*) 405

M.-A. Dalebroux, K. Kojima. — Two methods for estimating recombination fractions, coincidence and penetrance of — or selection against — one gene in a three-point test-cross (Deux méthodes permettant d'évaluer les fractions de recombinaison, la coïncidence et la pénétration d'un gène). 125

L. Degras. — Introduction et étude de variétés de *Digitaria* aux Antilles.. 159

S. Essad. — Morphologie, méiose et fertilités des hybrides triploïdes entre *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* HUDS. Comparaison avec *Festuca loliacea* CURT 275

A. Gallais. — Évolution de la vigueur des variétés synthétiques tétraploïdes au cours des générations de multiplication. I. — En régime de panmixie. 5

A. Gallais. — Étude théorique et comparée de la vigueur de différentes structures variétales chez les plantes allogames autotétraploïdes 99

C. Goujon, Nicole Maia, G. Doussinault. — Résistance au froid chez le Blé. II. — Réactions au stade coléoptile étudiées en conditions artificielles.. 49

C. Goujon, J. Paquet. — Contribution à l'étude de la vigueur hybride chez le Blé tendre. Essais de rendements en semis d'automne réalisés en 1965-66 et 1966-67 223

C. Grasselly. — Les pruniers (*Prunus domestica*) porte-greffes du Pêcher. Étude et amélioration de la compatibilité au greffage de leurs semis.... 59

P. Guy. — Nombre de plantes nécessaires à la multiplication d'un hybride autotétraploïde 367

M. Le Nard, J. Cohat. — Influence des températures de conservation des bulbes sur l'élongation, la floraison et la bulbification de la tulipe (*Tulipa gesneriana* L.) 181

J. Nguyen Van. — L'effet de l'extériorisation de la précocité de montaison, induite par la vernalisation, sur la capacité de compétition 391

J. Paquet. — Action d'une élévation brusque de température sur l'évolution de la teneur en protéines du grain de blé tendre 17

J. Paquet. — Étude de quelques problèmes posés par une sélection pour le nanisme (type demi-nain) chez le Blé tendre 237

G. Piquemal. — Recherches sur la structure du rendement en grains du tournesol (*Helianthus annuus* L.) : Variations, corrélations et héritabilités de ses composantes 423

F. Plonka, J. Dubois, J. Arnoux. — Les fécondations avec des mélanges de pollen comme moyen d'étude de la sélection gamétophytique dans les styles du Lin cultivé 261

Georgette Risser, Michèle Laugie. — Mise en évidence de la sensibilité de divers cultivars de Melon (*Cucumis melo* L.) à *Pyrenochaeta* sp. agent de la « maladie des racines liégeuses » de la Tomate 75

M. Rudelle, S. Essad. — Contribution à l'étude des rapports évolutifs de *Lolium perenne* et de *Lolium temulentum* 29

Lucette Thévenin. — Les problèmes d'amélioration chez *Asparagus officinalis* L. II. — Haploïdie et amélioration 327

Notes techniques.

L. Hermann. — Bouturage herbacé chez *Pyrus communis* (variété *Williams*) après traitement à l'acide indole-butyrique. Étude comparative de deux voies de pénétration de l'hormone 447

P. Leclercq. — Hérédité de quelques caractères qualitatifs chez le Tournesol 307

D. Maizonnier. — Utilisation du froid comme agent préfixateur pour les comptages chromosomiques sur apex radiculaires de trèfles violets autotétraploïdes 81

R. Monet. — Méthode permettant l'obtention de plantes viables à partir d'embryons de variétés très précoces chez le Pêcher 85

G. Salesses. — Note sur un (Pêcher × Amandier) tétraploïde obtenu par traitement à la colchicine 303

Chronique des Livres 317

CONTENTS

H. Bannerot, Roselyne Richter. — Study on the progeny of two bean crosses infected with different physiological races of Anthracnose 171

A. Berbigier. — Last results about a diallel cross of Barley varieties 139

J. Berthaut. — The use of nitrous oxide in the production of autotetraploid cultivars of red clover *Trifolium pratense* L. 381

J. Cohat, M. Le Nard. — Effects of storage temperatures on Gladioli corms with respect to flowering earliness and growth of the new corms 287

J. Couranjou. — Comparative effects of C. C. C. and B 995 on the growth of shoots and fruit bud initiation of mature domestic plum trees (var. *Utility*) 405

M.-A. Dalebroux, K. Kojima. — Two methods for estimating recombination fractions, coincidence and penetrance of — or selection against — one gene in a three-point test-cross 125

L. Degras. — Introduction and studies of *Digitaria* in the West Indies 159

S. Essad. — Morphology, meiosis and fetrility of triploid hybrids carried out between *Lolium perenne* L. and *Festuca pratensis* HUDS. Comparison with *Festuca loliacea* CURT 275

A. Gallais. — Theoretical performance of synthetic tetraploid varieties in advanced generations. I. — With panmixis 5

A. Gallais. — Theoretical and comparative study of the vigour of different types of varieties in cross-fertilized autotetraploid plants 99

C. Goujon, Nicole Maia, G. Doussinault. — Frost resistance in Wheat. II. — Reactions at the coleoptile stage studied under artificial conditions 49

C. Goujon, J. Paquet. — Contribution to the investigation on the hybrid vigour of soft Wheat. Yield tests on autumn seedings, performed in 1965-66 and 1966-67 223

C. Grasselly. — The plums *P. domestica* rootstocks for peach-trees. Study and improvement of grafting compatibility of their seedlings 59

P. Guy. — Number of plants required for production of an autotetraploid hybrid 367

M. Le Nard, J. Cohat. — Influence storage temperature of bulb on the elongation, flowering and bulb-forming of the Tulip (*Tulipa gesneriana* L.) 181

J. Nguyen Van. — Heading effect, artificially induced by vernalisation, on competitive ability of one genotype 371

J. Paquet. — The effect of a sharp rise in temperature on the accumulation of proteins in breadwheat grains 17

J. Paquet. — Some problems set by the selection for dwarfness (semi-dwarf type) in common Wheat 237

G. Piquemal. — Research on the structure of seed yield in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) : Variations, correlations and heritability 423

F. Plonka, J. Dubois, J. Arnoux. — Fertilization with pollen mixtures as a method of studying gametophytic selection in the styles of cultivated Flax. 261

Georgette Risser, Michèle Laugie. — Susceptibility of several melon cultivars (*Cucumis melo* L.) to *Pyrenochaeta* sp., the agent of Corky root disease in tomato 75

M. Rudelle, S. Essad. — Contribution to the study of the evolutive relations of *Lolium perenne* and *L. temulentum* 29

Lucette Thévenin. — Problems in the improvement of *Asparagus officinalis* L. II. — Haploidy and improvement 327

Technical notes.

L. Hermann. — Rooting of Bartlett's sofwood cuttings. Comparative effects of two ways of auxin absorption 447

P. Leclercq. — Inheritance of some qualitative characteris in Sunflower .. 307

D. Maizonnier. — The utilization of cold as prefixating agent in counting chromosomes on root tips of autotetraploid red clover 81

R. Monet. — A method for obtaining viable plants from the embryos of very early varieties of peach 85

G. Salesses. — Origination of a (Peach-tree × Almond-tree) tetraploid 303

Book review 317

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviation ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire :* résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats* à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : DUPONT et DUVAL (1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatres langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la World List of Scientific Periodicals, où le Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in » le titre de l'ouvrage.

La mention de « communication personnelle » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit.

Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée, et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles (France). On demande deux exemplaires.

AMÉLIORATION DES PLANTES.

Le Directeur de la publication: M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 1-1969

Dépôt légal: 1e trimestre 1969. N° d'impression: 3162.